Untersuchungen über die Großhirnfunktionen von Rana temporaria

Mit 10 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Fritz Blankenagel
aus Herbede (Ruhr)

Marburg 1931

Untersuchungen über die Großhirnfunktionen von Rana temporaria

Mit 10 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Fritz Blankenagel
aus Herbede (Ruhr)

Marburg 1931

Als Dissertation angenommen: 21. Februar 1931.

Berichterstatter: Herr Prof. Dr. F. Alverdes.

Tag der mündlichen Prüfung: 4. März 1931.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 49. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 1931.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Meiner lieben Mutter

gewidmet

als kleines Zeichen der Dankbarkeit.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547924_0080

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Seite
A. Einleitung und Problemstellung 271
B. Historisches 274
C. Eigene physiologische Untersuchungen 275
I. Methode 275
II. Wirkung von Großhirnoperationen auf das angeborene Verhalten des Frosches 277
1. Spontane Bewegungen 278
2. Hindernissehen 281
3. Aktive Nahrungsaufnahme 283
4. Reflexerregbarkeit 286
5. Fluchtbewegungen 291
6. Optischer Drehnystagmus 292
III. Wirkung von Großhirnoperationen auf das Lernen des Frosches . . 297
1. Dressur auf optische Reize 301
2. Dressur auf akustische Reize 306
D. Eigene anatomische Untersuchungen 311
1. Färbemethoden 311
2. Anatomischer Bau des Vorderhirns 312
E. Zusammenfassung 319

A. Einleitung und Problemstellung.

Da der Frosch von jeher das Versuchstier der Physiologen war, so hat man schon sehr früh versucht, die Funktionen der einzelnen Hirnteile, insbesondere die des Großhirns, festzustellen. Eingehende Untersuchungen hierüber wurden besonders in der zweiten Hälfte

des vorigen Jahrhunderts vorgenommen. Trotzdem aber besteht heute in der Literatur noch keineswegs völlige Übereinstimmung darüber, welches beim Frosch die spezifischen Funktionen des Großhirns sind.

Wie uns die vergleichende Anatomie und Physiologie der Wirbeltiere zeigt, ist die anatomische Differenzierung und die physiologische Bedeutung dieses Hirnteiles um so größer, je höher das betreffende Tier in der Reihe der Wirbeltiere steht. Dabei findet nicht etwa nur ein Wandern der Funktionen aus den hinteren Hirnteilen nach vorn statt, sondern es treten bei den höheren Tieren neue Funktionen hinzu. Nach unseren heutigen Kenntnissen dient das Großhirn vor allem dazu, Erfahrungen zu speichern, die im individuellen Leben des Tieres gesammelt werden. Sein Vorhandensein ist also hier für das Zustandekommen von Assoziationen erforderlich. Nachdem man diese Bedeutung des Großhirns bei den höheren Wirbeltieren erkannt hatte, lag es nahe, auch bei den niederen nach derartigen Funktionen zu suchen. Bei den Knochenfischen konnte bisher kein wesentlicher Unterschied zwischen normalen und großhirnlosen Tieren gefunden werden; denn nach Entfernung des Großhirns können ebenso gut Assoziationen gebildet werden wie beim intakten Tier. Es ist hier das Vorderhirn durch Rückbildung sehr unbeträchtlich geworden. Daß diese minimale Ausbildung eine sekundäre Erscheinung ist, schließen wir aus dem Vergleich mit den Selachiern. Bei diesen ist das Großhirn in der Hauptsache Riechzentrum. Der Geruchssinn hat im Leben der Selachier besonders für den Nahrungserwerb eine große Bedeutung, während er bei den Teleostiern kaum eine Rolle spielt. Dagegen ist beim Frosch das Vorderhirn relativ besser entwickelt. Es beginnen sich hier die dorsalen Ausbuchtungen zu bilden, die man bei den höheren Wirbeltieren Hemisphären zu nennen pflegt. Doch sind diese in ihrer anatomischen Differenzierung noch nicht sehr weit fortgeschritten, eine eigentliche Großhirnrinde fehlt. Entsprechend fehlen die Nervenbahnen, die eine Verbindung dieser Rinde mit Muskeln und Organen darstellen würden. Das Großhirn des Frosches zeigt im großen und ganzen einen einheitlichen Bau und erst den Anfang einer Differenzierung. Ein supraventrikuläres Marklager fehlt, die graue Substanz, also die Ganglienzellen, liegt um den Ventrikel herum. Die relativ wenigen Nervenfasern, die vorhanden sind, nehmen ihren Verlauf größtenteil in der Außenschicht.

Entsprechend diesen im Verhältnis zu den höheren Wirbeltieren primitiven Merkmalen kann auch die funktionelle Bedeutung dieses

Hirnteiles keine so große sein. Bisher hat man die Ansicht vertreten, daß die normalen Leistungen dieses Tieres fast ausschließlich reflektorisch ablaufen und nicht der Verwertung individueller Erfahrungen bedürfen. Es tritt auch das „Individuelle" im Leben des Frosches kaum hervor, seine „Umwelt" (im Sinne v. Uexküll's) zeigt meist ein recht gleichförmiges Bild. Für seine Selbsterhaltung hat der Frosch offenbar kaum jemals nötig, neue Handlungen zu erlernen und Erfahrungen zu sammeln. Welche Funktionen seinem Großhirn überhaupt zukommen, vermögen uns daher vor allem wohl solche Versuche zu zeigen, die ihn zwingen, sein „Normalverhalten" in neuartigen Situationen abzuändern.

Nach den neueren Versuchen an Fischen lassen sich diese sehr leicht auf Sinnesreize dressieren. Auch bei Schildkröten gelang Parschin (1929) die Ausbildung bedingter Reflexe. Von derartigen Versuchen ist bei Fröschen in der Literatur nur der „Labyrinthversuch" von Yerkes (1903) mit *Rana esculenta* bekannt. Dieser Versuch zeigt, daß der Frosch zu lernen imstande ist, daß er also Assoziationen zu bilden vermag. Welcher Art diese Assoziationen sind, soll unten näher diskutiert werden. Doch sei hier schon gesagt, daß *Rana* relativ sehr langsam lernt, was aber nach Kenntnis seiner Gehirnanatomie nicht anders zu erwarten ist.

Es soll in dieser Arbeit meine Aufgabe sein, eine Darstellung der Funktionen des Großhirns von *Rana temporaria* zu geben unter gleichzeitigem Hinweis auf den anatomischen Aufbau desselben. Zuerst sollen die Ausfallserscheinungen beschrieben werden, die sich nach totaler, bzw. partieller Großhirnexstirpation einstellten. Um zu entscheiden, ob dieser Ausfall auf den Verlust an Hirnsubstanz allein oder etwa auf zeitweise auftretende unkontrollierbare Nebenwirkungen zurückzuführen waren, wurden Untersuchungen in verschiedenen zeitlichen Abständen nach der Operation vorgenommen.

Sodann wurde untersucht, wie weit der intakte und der großhirnlose Frosch in der Lage ist, Erfahrungen zu sammeln und diese bei seinen späteren Tätigkeiten zu verwerten. Dabei wurde folgendermaßen verfahren: Das intakte Tier wurde durch Dressur gezwungen, auf bestimmte Reize — soweit ihm dies möglich war — mit neuartigen Reaktionen zu antworten. Durch Vergleich mit großhirnlosen Individuen konnte dann ermittelt werden, ob diese Assoziationen wie bei den höheren Wirbeltieren im Großhirn oder wie bei den Fischen in anderen Hirnteilen gebildet werden. Auf diese Weise ließ sich entscheiden, ob beim Frosch das Großhirn Funktionen,

die es bei dem in freier Natur lebenden Tiere nicht besitzt, unter geeigneten Versuchsbedingungen hinzuzuerwerben vermag, ob also in diesem Sinne seine prospektive Potenz größer ist als seine prospektive Bedeutung. Da die Entwicklung des Vorderhirns, wie eingangs erwähnt wurde, um so höher ist, je weiter man in der Wirbeltierreihe aufwärts schreitet, so wäre es besonders im Hinblick auf die Fische beim Frosch durchaus denkbar, daß andere Hirnteile für die Lokalisation individueller Erfahrungen in Frage kämen, wenigstens nach Entfernung des Großhirns. Daß ein Hirnteil den anderen vertritt, kommt bei den höheren Wirbeltieren vor. Entfernt man am Großhirn des Hundes bestimmte Rindengebiete, so werden die hier lokalisierten Funktionen von anderen Rindenteilen desselben Hirnabschnitts übernommen, und beim Frosch wäre es auf Grund der anatomischen Ausbildung seines Gehirns zum wenigsten denkbar, daß das Großhirn im Falle seiner Exstirpation durch sonstige Hirnteile funktionell vertreten werden könnte.

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. Alverdes. An dieser Stelle sei es mir gestattet, ihm und Herrn Privatdozent Dr. C. Schlieper für die stete Hilfsbereitschaft zu danken.

B. Historisches.

Die Ausfallserscheinungen, die nach Abtragung des Großhirns beim Frosch auftreten, wurden zum ersten Male von Desmoulins (1825) beschrieben. Doch beziehen sich diese Angaben nur auf die primitivsten Lebensäußerungen dieses Tieres. Eingehendere Arbeiten entstanden in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, ihre Ergebnisse gehen zum Teil sehr weit auseinander. Ich möchte hier die Untersuchungen von Flourens (1852), Goltz (1869), Eckhard (1883), Schrader (1887) und Steiner (1888) nennen. Flourens kam zu dem Ergebnis, daß dem Frosch ohne Großhirn alle Instinkte verloren gegangen sind. Auch der Begattungstrieb soll mit dem Großhirn verschwunden sein. Die Angaben von Goltz, Eckhard und Steiner stimmen im wesentlichen darin überein, daß beim großhirnlosen Frosch erhebliche Ausfallserscheinungen gegenüber dem normalen festgestellt wurden. Jede Spontaneität sowohl der Bewegung als auch der Nahrungsaufnahme fehlte nach Exstirpation des Großhirns und kehrte auch nicht wieder zurück. Ferner machte sich eine Steigerung der Reflexerregbarkeit bemerkbar. Wie aus

den Angaben dieser Autoren hervorgeht, wurden die Untersuchungen unmittelbar nach der Operation vorgenommen. Schrader kam bei seinen Versuchen zu ganz anderen Resultaten. Seine Tiere, die Monate nach der Operation, und zwar nach dem inzwischen stattgefundenen Winterschlaf, untersucht wurden, unterschieden sich nur darin von normalen, daß die Aushungerung bei ihnen einen höheren Grad erreicht haben mußte, bevor sie zur Nahrungsaufnahme schritten. Im übrigen verhielten sich die Tiere vollkommen normal, und Schrader konnte sie nur an den bei der Operation beigebrachten Hautwunden und dem Defekt im Schädeldach von den nicht operierten unterscheiden, die er im selben Raum hielt. Schrader zog daraus den Schluß, daß, abgesehen von der Bedeutung, die sich aus den Abweichungen bei der Nahrungsaufnahme erschließen läßt, das Großhirn des Frosches funktionslos ist. Demnach müßten also alle Funktionen, die dem Zentralnervensystem dieser Tiere zukommen, in den niederen Hirnteilen lokalisiert sein.

Neuere Arbeiten auf diesem Gebiet sind nicht vorhanden.

C. Eigene physiologische Untersuchungen.

I. Methode.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mich der alten Methode bedient, die zu untersuchenden Hirnteile ganz oder teilweise zu entfernen und aus den dadurch hervorgerufenen Ausfallserscheinungen Rückschlüsse auf die Bedeutung der abgetragenen Stücke zu ziehen. Natürlich sind Einwände gegen diese Methode möglich. Denn bei der Abtragung eines Hirnteiles könnten benachbarte Teile in Mitleidenschaft gezogen werden. Womöglich könnten nachträglich auch noch Degenerationserscheinungen auftreten, und man wäre dann nicht immer in der Lage, anzugeben, ob die beobachteten Ausfallserscheinungen auf den Verlust des betreffenden Stückes selbst oder auf solche sekundären Erscheinungen zurückzuführen sind. Wie meine Untersuchungen gezeigt haben, machen sich aber beim Frosch nachträglich keine Nebenwirkungen bemerkbar. Daher erscheint mir die Exstirpationsmethode als die einfachste und beste. Den anderen Methoden, die für solche Untersuchungen in Frage kommen und bei den verschiedenen Wirbeltierarten mit mehr oder weniger Erfolg in Anwendung gebracht wurden, haften ebenfalls Mängel an, und sie sind für vorliegende Untersuchungen zudem unbrauchbar. Denn Reizung und Zerstörung von Gehirnteilen durch Chemikalien

können noch weniger genau umgrenzt werden, hier bleiben erst recht benachbarte Teile nicht unbeeinflußt. Und die neuerdings vielfach angewandte Methode, durch starke Abkühlung eng begrenzte Gebiete zeitweise außer Funktion zu setzen, ist nur für größere Objekte verwendbar.

Die Entfernung des Großhirns wurde von der Dorsalseite her vorgenommen. Die Grenzen, zwischen denen das Großhirn gelegen ist, sind einerseits die vordere Verbindung der Augen, andererseits die vordere Verbindung der Trommelfelle. Wenn man den Schädel zwischen diesen beiden Linien entfernt, so liegt das ganze Großhirn frei. Entgegen den gebräuchlichen Methoden habe ich die darüber befindlichen Knochenteile nicht ganz losgetrennt, sondern vorn und seitlich im Verband mit den angrenzenden gelassen. Die Operation wurde in leichter Äthernarkose ausgeführt. Chloroform kann bei noch so kleiner Menge sehr schnell den Tod des Tieres herbeiführen. Nachdem die Kopfhaut auf die aus Fig. 1 zu ersehende Weise vorn und seitlich in entsprechender Größe aufgeschnitten und nach hinten herübergelegt war, ließen sich die Umrisse des Gehirns durch die dünne Schädeldecke hindurch wahrnehmen. Sodann habe ich die Frontoparietalia an ihrer Verwachsungsnaht mit einem scharfen Messer voneinander getrennt und hinter dem Großhirn quer durchschnitten. Mit einer Pinzette konnten diese vorderen Stücke der Frontoparietalia leicht hochgehoben und während der Operation auseinandergehalten werden. Vorder- und Zwischenhirn waren so freigelegt. Blutungen, die nach einiger Übung nur in geringem Maße auftraten, wurden mit einem sterilen Wattebausch gestillt. Durch einen Spatel von 3 mm Breite wurde das Vorderhirn abgetrennt und aus der Schädelhöhle herausgehoben. Durch die Führung des Spatels senkrecht nach unten wurde ein Zerren der benachbarten Hirnteile vermieden. Da die Blutgefäße bei dieser Art der Ab-

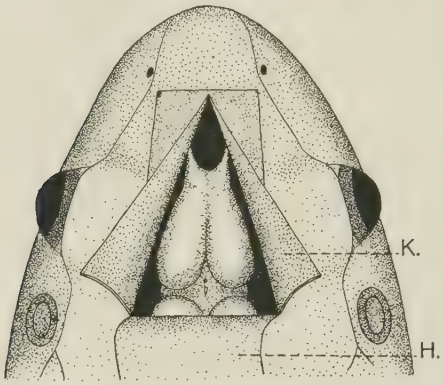

Fig. 1. Schematische Darstellung der Operation. Kopfhaut und Schädelknochen sind aufgeklappt und das Großhirn ist dadurch freigelegt.
H zurückgeklappter Hautlappen.
K auseinandergebogene Schädelknochen.

trennung zusammengedrückt wurden, so konnte auch dieser Schritt der Operation meistens ohne stärkere Blutung ausgeführt werden. Die Schädelknochen wurden nach der Operation wieder in die normale Lage gebracht, und der Hautlappen wurde über die Wunde gelegt. Ein Annähen desselben war nicht erforderlich, sofern die Tiere nach der Operation so lange allein gehalten wurden, bis der Hautlappen angeheilt war. Die Erhaltung der Schädelknochen erschien mir vorteilhaft, gewährt doch ihr Vorhandensein einen Schutz gegen äußere Druckreize. Einen guten Erfolg bei der Wundheilung erzielte ich dadurch, daß ich die operierten Tiere etwa 10 Tage einzeln in ein Gefäß brachte, das bis zu 2 cm Höhe mit Ringer-Lösung gefüllt war. Die Hautwunden verheilten in dieser Zeit. Ein Schrumpfen des abgetrennten Hautlappens, wie es bei sonstiger Haltung häufig zu beobachten war, kam dann nicht mehr vor, ebenso wurden Infektionen vermieden. Die geschilderte Operation läßt sich nach einiger Übung sehr schnell ausführen und wird von allen Tieren gut überstanden. Wenn man die großhirnlosen Frösche zwangsweise füttert und ihnen einigermaßen natürliche Lebensbedingungen bietet, kann man sie lange am Leben erhalten. So lebten die Mitte September 1929 operierten Tiere größtenteils noch bei Abschluß dieser Arbeit im Januar 1931.

Die Untersuchung einiger Tiere 9 Monate nach der Operation ergab, daß der normalerweise vom Großhirn eingenommene Raum der Schädelhöhle von einer lympheartigen Flüssigkeit angefüllt war. Über der Schnittfläche hatten sich die Gehirnhäute neu gebildet. Blutergüsse waren nicht mehr nachzuweisen. In den übrigen Hirnteilen waren sekundäre Degenerationserscheinungen nicht zu erkennen.

Die Hauptzeiten für die Untersuchungen vorliegenden Charakters sind Sommer und Herbst; denn während der Wintermonate sind alle Lebenstätigkeiten so sehr herabgesetzt, daß die Tiere für physiologische Untersuchungen unbrauchbar sind, und eine ähnliche Wirkung auf die Reaktionsfähigkeit hat die an den Winterschlaf sich anschließende Laichzeit.

II. Wirkungen von Großhirnoperationen auf das angeborene Verhalten des Frosches.

Die in diesem Abschnitt zu schildernden Versuche sind zum Teil schon von den früheren Autoren ausgeführt worden. Da deren Ergebnisse aber in wichtigen Punkten auseinandergehen, so schien es mir von Bedeutung, den Sachverhalt nochmals zu überprüfen und

gegebenenfalls die vorliegenden Angaben richtig zu stellen. Im übrigen konnte ich mich bei der Durchsicht der Literatur nicht des Eindrucks erwehren, daß man den Frosch allzu sehr als einen Organismus betrachtet, dessen Lebensäußerungen allein auf Reflexen beruhen.

Ich habe 30 großhirnlose Tiere ein ganzes Jahr hindurch auf ihr Verhalten in den zweifelhaften Punkten genauer beobachtet. Die Tiere wurden bei Zimmertemperatur in einem etwa 1,5 qm großen Terrarium gehalten, wo ihnen Möglichkeit zum Wechseln zwischen Wasser- und Landaufenthalt gegeben war. Untersuchungen wurden in verschieden langen Abständen nach der Operation vorgenommen. Die Resultate blieben dabei stets die gleichen. Irgendwelche durch den Eingriff hervorgerufenen Begleiterscheinungen machten sich, wenigstens in dem angegebenen Zeitraum, nicht bemerkbar.

1. Spontane Bewegungen.

Besonders fiel bei diesen großhirnlosen Tieren im Vergleich mit den normalen auf, daß sie sich nicht mehr spontan, d. h. ohne erkennbaren äußeren Anlaß, bewegten. Diese Erscheinung wurde bereits von den früheren Autoren angegeben, von Schrader aber bestritten. Wenn ein solches Tier einmal zur Ruhe gekommen war, so saß es stunden-, sogar tagelang auf demselben Fleck, ohne sich zu rühren, während alle übrigen Lebenstätigkeiten unverändert fortbestanden. Nur eine direkte Berührung oder stärkere Erschütterung der Unterlage, also taktile Reize, waren die Ursache zur Fortbewegung. Das Tier machte dann meistens mehrere Sprünge hintereinander, um alsbald wieder in den alten Ruhezustand zu verfallen. Ein in Bewegung befindliches Tier konnte genau so schwer eingefangen werden wie ein normales, dagegen machte es, sobald es ruhig dasaß, keine Bewegung zur Flucht, wenn man es mit der Hand ergreifen wollte. Setzte ich ein solches Tier so ins Wasser, daß nur der Kopf hinausragte, so verharrte es ebenfalls in Ruhe. Nur war in diesem Falle häufiger ein Anlaß zur Lokomotion gegeben, weil schon eine leichte Bewegung des Wassers einen Hautreiz ausübte. Auf diesen Reiz erst begann das Tier reflektorisch zu schwimmen. Man konnte bei Anwesenheit mehrerer großhirnloser Frösche oft beobachten, daß alle zu schwimmen anfingen, sobald durch einen von ihnen das Wasser bewegt wurde. Ebenfalls gerieten die Tiere durch Klopfen an der Wand des Wasserbeckens in Bewegung. Bei normalen Fröschen habe ich derartige prompte

Reaktionen nie beobachten können. Diese Erscheinung ist so zu erklären, daß der Schwimmreflex, der durch Wasserbewegungen ausgelöst wird, beim großhirnlosen Tier viel leichter auftreten kann als beim normalen. Das Großhirn muß die Fähigkeit besitzen, den Ablauf derartiger Reflexe zu verhindern, bzw. zu regulieren.

Brachte ich die großhirnlosen Tiere in tieferes Wasser, so begannen sie im allgemeinen sogleich zu schwimmen. Kamen sie aber zur Ruhe, so lagen sie lange Zeit unbeweglich am Boden des Gefäßes und stiegen nur an die Oberfläche des Wassers empor, um zu atmen. Als auslösender Reiz für diese Aufwärtsbewegung kam die Atemnot in Frage. Die großhirnlosen Frösche waren also noch in der Lage, auf diesen Reiz genau so zu reagieren wie normale Tiere. Letztere können sich lange unter Wasser aufhalten, wofern ihnen nur die Möglichkeit gegeben ist, ab und zu an der Wasseroberfläche Luft aufzunehmen. Lagen die großhirnlosen Frösche nicht bewegungslos am Boden des Gefäßes, so schwammen sie, wie man es für kurze Zeit gelegentlich auch bei normalen beobachten kann, passiv an der Wasseroberfläche. Gerieten sie hierbei an die glatte Wand des Gefäßes, so bewegten sie sich suchend daran entlang. War das Ufer ohne Anstrengung zu erreichen, so krochen die Tiere aus dem Wasser heraus, um auf festem Boden angelangt, sogleich wieder in den alten Ruhezustand zu verfallen. Wenn das Ufer höher gelegen war, so wurde niemals beobachtet, daß die großhirnlosen Tiere zu ihm emporsprangen. Die zur Verfügung stehenden Hilfsmittel konnten nicht mehr so ausgenutzt werden wie von normalen Tieren; länger andauernde Bemühungen, aus dem Wasser herauszugelangen, wurden also in schwierigeren Fällen nicht unternommen. Im Gegensatz zu den großhirnlosen Tieren sprangen dagegen intakte Frösche oft bis zur völligen Erschöpfung an der glatten Uferwand empor.

Die an Land und im Wasser ausgeführte Lokomotion als solche unterschied sich bei Fröschen ohne Großhirn in nichts von der normaler Tiere. Ein Unterschied in der Bewegung hätte sich am ersten bei einseitig großhirnlosen Tieren bemerkbar machen müssen. Aus den Untersuchungen von Goltz am Hund ist bekannt, daß nach einseitiger Abtragung bestimmter Stücke der Großhirnrinde eigenartige Zwangsbewegungen nach einer Seite hin auftreten. Kato gibt an, daß er auch beim Frosch solche Zwangsbewegungen habe feststellen können. Doch habe ich bei keinem derartig operierten Tier jemals beobachtet, daß es sich im Wasser oder an Land in

seinen Bewegungen anders verhielt als die normalen Tiere. Ferner tritt bei höheren Wirbeltieren nach Zerstörung bestimmter Rindengebiete ein Mangel an Koordination der Bewegungen in Erscheinung, der sich besonders bei einseitiger Exstirpation deutlich bemerkbar macht. Beim Frosch findet eine derartige zentrale Regulierung der Bewegungen durch das Großhirn nicht statt.

Bei frisch operierten Fröschen, bei denen die Hautwunden noch nicht verheilt waren, konnte ich folgende Erscheinung beobachten: Die Tiere schwammen an der Oberfläche des Wassers und streckten den Kopf weiter als sonst aus dem Wasser heraus. Es ist dieses Verhalten auf den Wundreiz zurückzuführen. Auch wurden über die verletzten Hautstellen Wischbewegungen mit der vorderen Extremität ausgeführt, solange sich ein solches Tier im Wasser befand.

Das Austrocknen der Haut bedeutet für jeden Frosch einen Reiz, der Bewegung des Tieres auslöst. Ein normales Tier schützt sich vor der Austrocknung, indem es das Wasser aufsucht. Beim großhirnlosen Frosch hat an sich dieser Reiz dieselbe Wirkung, nur dauert es sehr viel länger, bis das Tier zur Bewegung veranlaßt wird, und nur zufällig wird das Wasser erreicht. In einem Versuch trennte ich großhirnlose Tiere vom Wasserbassin durch eine 20 cm hohe Glaswand. Die Tiere gelangten nicht in das Wasser, obwohl sie es durch das Glas hindurch sehen konnten. Sie blieben vor der Glaswand sitzen, niemals sprangen sie darüber hinweg. Normale Tiere dagegen bewegten sich meistens eine Zeitlang an der Glaswand umher, bis sie schließlich über dieselbe hinwegsetzten, um so ins Wasser zu gelangen. Jedenfalls ließen sie niemals ihre Haut in dem Maße austrocknen wie die Tiere ohne Vorderhirn.

Nach den weiter oben angeführten Versuchen muß also das, was man unter „Spontaneität“ zu verstehen pflegt, im Großhirn seinen Sitz haben. Um festzustellen, welche Teile des Großhirns dabei in Frage kämen, wurden solche Tiere nebeneinander beobachtet, denen verschieden große Stücke des Vorderhirns entfernt worden waren.

Wird beiderseits das Hemisphärendach herausgeschnitten, so leidet die Spontaneität nicht. Sie ist offenbar also an die Vorderhirnbasis gebunden. In der letzteren aber sind nicht bestimmte Bezirke für die spontane Beweglichkeit des Tieres verantwortlich zu machen, vielmehr kommt diese Basis in ihrer Gesamtheit hierfür in Frage. Denn bei partiellen Großhirnexstirpationen, die auch die Basis mitbetrafen, nahm die Spontaneität um so mehr ab, einen je

größeren Umfang die abgetragene Großhirnpartie besaß. So waren beispielsweise Tiere, denen die Vorderhälfte des Großhirns oder einseitig eine ganze Hemisphäre exstirpiert worden war, viel träger und weniger durch Spontaneität ausgezeichnet als normale.

2. Hindernissehen.

Das Sehvermögen eines großhirnlosen Frosches erscheint bei anfänglicher Betrachtung vollkommen normal, wie es auch von den älteren Autoren angegeben wird. Aus den Versuchen von Goltz und Steiner wissen wir, daß Frösche ohne Großhirn Hindernissen noch auszuweichen vermögen. Nach Steiner, der auf diesem Gebiet nähere Untersuchungen vorgenommen hat, verhält sich ein großhirnloser Frosch einem Hindernis gegenüber genau so wie ein nicht operiertes Tier. Ein Unterschied besteht nur darin, daß beim großhirnlosen Individuum ein Ausweichen nicht mehr spontan geschieht, sondern durch einen taktilen Reiz, wie etwa durch Berührung der hinteren Extremität mit einem Glasstab, in Gang gebracht werden muß. Ich benutzte als Hindernis ein Brett von 15 cm Höhe und 40 cm Breite. Setzte ich nun die großhirnlosen Frösche in einer Entfernung von etwa 50 cm vor dieses Brett und veranlaßte sie auf oben angegebene Weise zur Lokomotion, so führten sie meistens mehrere Sprünge hintereinander aus. Selten kam es vor, daß die Tiere seitwärts auswichen, und dann geschah dies auch nur zufällig. Meistens sprangen sie direkt gegen das Brett oder bis in dessen unmittelbare Nähe, um in beiden Fällen ruhig sitzen zu bleiben. Und erst weitere taktile Reizung mit dem Glasstab vermochte die Tiere zu erneuter Lokomotion zu veranlassen, die früher oder später einmal zu einer Änderung der Bewegungsrichtung führte. Die großhirnlosen Frösche konnten also die zu überspringende Strecke und den Sprung selbst nicht mehr so genau bemessen wie normale Tiere; denn letztere sprangen, sofern sie nicht seitlich auswichen, genau oben auf das Hindernis darauf oder über dasselbe hinweg, nachdem sie vorher dessen oberen Rand fixiert hatten. Vor dem Sprung erhoben sie ihren Kopf in Richtung auf das Brett und starrten auf den oberen Rand desselben. Dieses Fixieren und die Sicherheit, mit der die Bewegung vollzogen wurde, läßt darauf schließen, daß schon während der Ruhe des Tieres das Hindernis als solches erkannt und der Sprung dann spontan ausgeführt wurde. Das Verhalten der großhirnlosen Tiere hingegen läßt vermuten, daß bei ihnen erst während des Sprunges die Richtung und Größe des

letzteren — und zwar dann auch noch recht ungenau — bestimmt wurde. Auf diese Weise wäre erklärt, warum der Sprung bei den großhirnlosen Tieren relativ oft fehl ging. Ein Analogon hierzu bietet das Verhalten, das der großhirnlose Frosch zeigte, wenn er eingefangen werden sollte. Nur dann vermied er die Hand, die ihn ergreifen wollte, wenn er sich selbst in Bewegung befand. War er aber in Ruhe, so machte er keine Versuche zu entfliehen. Ähnliches beobachtete ich an Tieren, die elektrischen Reizen ausgesetzt wurden. Ich benutzte für diese Versuche einen 20 cm hohen Kasten, dessen 52×40 cm große Bodenfläche zur Hälfte mit einem Drahtrost versehen war. Die einzelnen Drähte waren in Abständen von $1^1/_2$ cm parallel zueinander angeordnet, abwechselnd waren sie mit dem einen und anderen Pole einer Stromquelle verbunden. Bei Einschaltung des Stromes wurde der Stromkreis durch den auf den Drähten sitzenden Frosch geschlossen, so daß er einen elektrischen Reiz erhielt. Ich setzte großhirnlose Frösche so in den Kasten, daß sie in eine der Ecken blickten und daß ihre Augen etwa 2 cm von den betreffenden beiden Wänden entfernt waren. Sodann erhielten die Tiere durch Vermittlung des Rostes sehr kurze elektrische Reize. Bei jedem Reiz versuchten die Tiere zu fliehen und stießen dabei mit dem Kopf gegen die Wand des Kastens, und zwar so lange, bis sie sich zufällig einmal seitwärts bewegten und in den anderen nicht mit einem Rost versehenen Teil des Kastens entkamen. Es waren hierzu mitunter 10 Reizungen nötig. Normale Tiere dagegen sprangen beim ersten, mindestens aber beim zweiten Reiz über die 20 cm hohe Kastenwand hinweg, oder sie drehten sich um und sprangen zur anderen Seite davon. Setzte ich aber die großhirnlosen Tiere weiter, etwa 20 cm von der Wand entfernt nieder, und reizte sie dann, so gelang es ihnen oft, über die letztere hinwegzuspringen. Andernfalls sprangen sie gegen die Wand an und gelangten unter Einfluß weiterer Reize wie bei den bereits beschriebenen Fällen in den anderen Teil des Kastens. Ich kann hierfür nur die Erklärung finden, daß die normalen Tiere das Hindernis — hier die Wand des Kastens — von vornherein als solches erkannten, daß dagegen für die großhirnlosen erst während der eigenen Bewegung das optische Bild der Wand als Reiz wirksam wurde. Dann aber vermochten sie offenbar nicht mehr, ihre Sprungrichtung in situationsgemäßer Weise zu korrigieren. Der die Bewegung des großhirnlosen Tieres veranlassende Hautreiz bringt zwar eine Bewegung zustande, gibt ihr aber keine bestimmte

Richtung und Größe. Letztere werden erst durch die optischen Reize, die während der Bewegung einwirken, bedingt, wohingegen sie beim normalen Tier schon vorher festgelegt sind. Den Ansichten von Goltz und Steiner, daß ein großhirnloser Frosch noch assoziatives Sehen besitzt, kann ich mich auf Grund der geschilderten Versuche nicht anschließen. Nach Kato verhalten sich Frösche, denen das Großhirn nur einseitig exstirpiert wurde, einem Hindernis gegenüber anders als normale Tiere, indem sie sich vornehmlich nach der normalen Seite hin bewegen sollen. Eine derartige Bevorzugung einer Seite habe ich jedoch bei einseitig großhirnlosen Tieren niemals beobachten können.

3. Aktive Nahrungsaufnahme.

Großhirnlose Frösche sind ferner nicht mehr in der Lage, aktiv Nahrung aufzunehmen, eine Erscheinung, die schon Goltz und Steiner beobachteten. Nach Schrader dagegen sollen die Tiere noch so lange selbständig fressen, wie die Thalami optici nicht zerstört sind. Ich fand bei meinen Untersuchungen, daß bei Entfernung des Vorderhirns und bei gleichzeitiger Schonung des Zwischenhirns aktive Nahrungsaufnahme nicht mehr erfolgte, selbst nicht nach längerem Hungern, wodurch nach Schrader bei großhirnlosen Individuen eine solche Nahrungsaufnahme herbeigeführt werden konnte. Nimmt ein intakter Frosch einen sich bewegenden Wurm wahr, so stürzt er sich begierig darauf zu, um ihn zu ergreifen. Verharrt dieser Wurm eine Zeitlang in Ruhe, so beobachtet ihn der Frosch mit höchster Aufmerksamkeit, um ihn dann bei der geringsten Bewegung zu packen. Man findet in der Literatur (Schrader) die Ansicht vertreten, das Ergreifen der Beute geschehe rein reflektorisch, und zwar soll dieser Reflex durch die Bewegung des Beutetieres ausgelöst werden. Das Zentrum dieses Reflexes hat man im Nachhirn gefunden. Warum aber dieser Reflex nach Abtragung des Vorderhirns verschwunden sein soll, ist nirgendwo zu entnehmen. Ich fand, daß, selbst wenn ein großhirnloser Frosch ein ganzes Jahr hindurch keinerlei Nahrung erhalten hatte, die aktive Nahrungsaufnahme nicht wiederkehrte. Vergleicht man großhirnlose und normale Tiere miteinander in ihrem Verhalten einem Beutetier gegenüber, so kommt man zu der Überzeugung, daß beim Ergreifen der Beute durch ein intaktes Individuum etwas anderes vorliegen muß als ein reiner Reflex. Denn beim operierten Frosch finden wir völlige Teilnahmslosigkeit und beim intakten Individuum

lebhaftes Ergreifen der dargebotenen Beute. Für den beim großhirnlosen Tier auftretenden Ausfall kann nur das Fehlen des Vorderhirns verantwortlich gemacht werden. Der großhirnlose Frosch schenkt dem Wurm ebensowenig Beachtung wie jedem anderen Lebewesen. Er kann seinen Hunger nicht mehr stillen, mag dieser noch so groß sein. Direkte Berührungen von seiten des Wurmes werden mit energischen Abwehrbewegungen beantwortet. Oft konnte ich beobachten, daß sich Fliegen auf den Kopf des Tieres setzten. Sie wurden mit den Extremitäten verscheucht, nie aber wurde der Versuch gemacht, sie zu fangen. Es ist keineswegs so, wie man seit Schrader annimmt, daß das assoziative Formensehen im Leben des intakten Frosches keine Rolle spielt. Auch hier muß, wie bei den höheren Wirbeltieren, ein Unterschied zwischen Bewegungs- und Formensehen gemacht werden. Es ist mir niemals gelungen, einen normalen und ausgehungerten Frosch so weit zu bringen, ein Stückchen Fleisch, das ich vor seinen Augen lebhaft bewegte, zu ergreifen. Molche und Reptilien kann man bekanntlich auf diese Weise füttern. Ein in selbiger Weise gereichter Wurm wurde dagegen vom intakten Frosch sogleich genommen. Der Frosch wählt seine Nahrung schon vor der Aufnahme aus. Es genügt offenbar die Bewegung der Beute allein nicht, ein Schnappen zu veranlassen, sondern sie muß als solche erkannt werden. Denn andernfalls müßte ein normaler Frosch nach jedem beliebigen sich bewegenden Gegenstand schnappen, was keineswegs der Fall ist. Andererseits aber genügt die Form des Wurmes allein auch nicht, den Frosch zur Aufnahme desselben zu bestimmen. Denn ein toter, bzw. bewegungsloser Wurm löst keine Reaktion beim Frosch aus. Es müssen also beide Erkennungsmerkmale zusammen wirken.

In der Literatur findet man oft angeführt, daß der Frosch eine besondere Vorliebe für rote Gegenstände besitzt, und daß es sehr leicht ist, ihn mittels eines an einem Angelhaken angebrachten roten Lappens zu fangen. Ich habe keine Gelegenheit genommen, diese Angaben bei *Rana temporaria* zu prüfen. Befindet sich in freier Natur ein Frosch im Wasser, so fängt er auch lebende Insekten, die ins Wasser gefallen sind. Der mit dem roten Lappen versehene, aufs Wasser geworfene Angelhaken mag für den Frosch einem derartigen Insekt so ähnlich erscheinen, daß er sich in diesem Falle auch einmal durch einen bewegten leblosen Gegenstand täuschen läßt. Bei meinen Versuchen mit dem Yerkes'schen Labyrinth, das ich unten näher beschreiben werde, wurden den zu dressierenden

Tieren die beiden Farben Rot und Weiß geboten. Die Wände des zu vermeidenden Ausganges waren rot, die des zu wählenden weiß gehalten. Allmählich lernten die Versuchstiere auf Grund dieser Farben den richtigen Ausgang ohne Probieren zu finden. Zu Beginn des Versuches konnte ich keine Bevorzugung einer dieser beiden Farben feststellen. Die Ausgänge wurden im Verhältnis 1 : 1 gewählt.

Ich habe den Versuch gemacht, die Funktionen, die nach obigen Betrachtungen im Großhirn liegen müssen, näher zu lokalisieren. Das Vorderhirn wurde bei verschiedenen Tieren in verschieden weitem Umfange abgetragen, und jedesmal wurden die operierten Tiere innerhalb der ersten 2 Stunden und dann später in gewissen Zeitabständen auf aktive Nahrungsaufnahme hin untersucht. Jede Operation wurde mindestens bei vier Tieren ausgeführt. Die einzelnen Schritte der Abtragung sind aus der folgenden Zusammenstellung zu entnehmen, doch kann der Umfang der abgetragenen Stücke nur schätzungsweise angegeben werden. Es wurden folgende Teile abgetragen:

1. Beide Nervi olfactorii.
2. Beide Bulbi olfactorii.
3. Vordere Hälfte beider Großhirnhemisphären.
4. Beide Hemisphären bis auf das hintere Drittel.
5. Eine Hemisphäre.
6. Eine Hemisphäre ganz und die zweite bis auf das hintere Drittel.
7. Decke beider Hemisphären.
8. Eine Hemisphäre und das Dach der zweiten.
9. Beide Hemisphären bis auf das hintere Drittel des subpallialen Teiles.
10. Eine Hemisphäre ganz, die zweite bis auf das hintere Drittel des Subpallium.

Nach allen diesen Operationen nahmen die Tiere noch aktiv Nahrung auf. Es wurden jedesmal solche Frösche verwandt, die längere Zeit gehungert hatten. Sobald sie vollkommen aus der Narkose erwacht waren, stürzten sie sich begierig auf die dargebotenen Regenwürmer. Auch in der Art der Nahrungsaufnahme konnte kein Unterschied ermittelt werden. Beim Verschlingen eines Regenwurmes vermochten alle diese Tiere genau so gut ihre Vorderextremitäten zu verwenden wie die Tiere mit intaktem Vorderhirn.

Alle Tiere verhielten sich in der gleichen Weise, unabhängig von der Größe des abgetragenen Stückes. Unterschiedslos war ihre Gefräßigkeit sehr groß, bis zu drei Regenwürmern mittlerer Größe wurden verzehrt. Aus allen diesen Versuchen geht hervor, daß das hintere subpalliale Stück des Großhirns für die Lokalisation der Nahrungsaufnahme in Frage kommt. Es wurde schließlich der Versuch gemacht, dieses Stück allein abzutragen und das übrige Großhirn intakt zu lassen. Aber diese Operation ist wegen der Lage des betreffenden Gebietes nicht exakt durchzuführen. Es treten meistens stärkere Blutungen auf, weil ein Zerren an den anderen Hirnteilen nicht zu vermeiden ist. Es gelang mir zwar, diese Teile zu zerstören, und der Erfolg war, daß die Tiere die Nahrung fortan ignorierten. Aber genau die Grenzen des zerstörten Gebietes anzugeben, war mir nicht möglich. Immerhin aber lassen die Ergebnisse den Schluß zu, daß die Funktionen, die beim aktiven Beuteerwerb eine Rolle spielen, im hinteren basalen Teil des Vorderhirns lokalisiert sind. Eine Übernahme dieser nach Abtragung des Großhirns verlorengegangenen Funktionen durch andere Hirnteile findet nicht statt, denn eine aktive Nahrungsaufnahme war bei meinen großhirnlosen Tieren auch nach 12 Monaten noch nicht wieder zurückgekehrt.

Will man solche Tiere längere Zeit am Leben erhalten, so muß man sie also regelmäßig zwangsweise füttern. Ein Fleischbrocken, den man ihnen tief in den Rachen steckt, wird reflektorisch verschluckt. Dabei konnte ich beobachten, daß verdorbenes Fleisch niemals oder nur höchst selten genommen wurde. Unter lebhaften Abwehrbewegungen wurde ein solches Stück mit Hilfe der Vorderextremitäten wieder aus dem Maul entfernt. Der Geschmackssinn ist also beim großhirnlosen Tier noch vorhanden, und er spielt dort für die Auswahl der Nahrung dieselbe Rolle wie beim normalen Tier. Denn durchaus nicht alles, was in den Rachen gerät, wird auch verschluckt.

4. Reflexerregbarkeit.

Der Grad der Erregbarkeit vieler Reflexe ist nach Entfernung des Vorderhirns ein anderer geworden. So wurde schon erwähnt, daß der Schwimmreflex beim großhirnlosen Tier viel leichter ausgelöst werden kann als beim normalen. Dasselbe gilt vom Quakreflex. Dieser erfolgt, wie zuerst Goltz näher untersucht hat,

wenn die Nerven der Rückenhaut gereizt werden, und zwar kann dieser Reflex beim großhirnlosen Tier mit einer großen Promptheit ausgelöst werden. Beim normalen Frosch kann man ein Quaken auf dieselbe Weise veranlassen, nur reagiert dieser weniger regelmäßig. Die Entscheidung darüber, ob der Reflex zur Auslösung kommt oder nicht, liegt im Großhirn. Dieses greift regulierend in den Ablauf des Reflexes ein. Das Quaken der Frösche, wie es an Sommerabenden zu hören ist, erfolgt offenbar spontan. Denn es ist schlecht denkbar, daß bei den im Wasser oder an Land befindlichen Tieren gerade dieser spezifische Reiz vorhanden ist, der den Reflex auslöst. Vielmehr scheint der jeweilige Zustand der höchsten Zentren dabei eine Rolle zu spielen. Jedenfalls ist das Großhirn für solches spontane Quaken verantwortlich. Denn bei großhirnlosen Tieren konnte dasselbe niemals beobachtet werden. Was in diesem Falle also der normale Frosch unter Kontrolle seines Großhirns leistet, kann der großhirnlose nur noch reflektorisch hervorbringen.

Wenn man einen intakten Frosch beobachtet, so macht man die Feststellung, daß die Atembewegungen zu verschiedenen Zeiten einen ganz verschiedenen Rhythmus zeigen. Seine Atmung setzt sich ganz allgemein bekanntlich aus drei Komponenten zusammen: der Atmung durch die Haut, durch die Lunge und durch die Mundschleimhäute. Letztere wird durch die Oszillationen des Kehlbodens ermöglicht, indem dieselben die Luft in der Mundhöhle erneuern. Diese Oszillationen werden weitgehend durch äußere Reize beeinflußt. Als solche kommen vor allem Erschütterungen, akustische Reize und starker Wechsel in der Lichtintensität in Frage. Auch scheinen mir sonstige Sinneseindrücke nicht ohne Einfluß zu sein. Denn oft konnte ich eine Änderung der Frequenz dieser Kehlbodenoszillationen feststellen, wenn ich mich plötzlich dem Behälter der Tiere näherte. Babák hat untersucht, wie weit die Frequenz der Kehlbodenoszillationen von verschiedenen Farben abhängig ist. Er benutzte bei diesem Experiment großhirnlose Tiere, weil bei diesen nach seiner Beobachtung die Atembewegungen regelmäßiger erfolgen und weniger durch äußere Reize zu beeinflussen sind. Aus demselben Grunde wie Babák benutzten Crofts und Laurens in ihren Untersuchungen über den Einfluß von Licht verschiedener Wellenlänge auf die Atembewegungen des Frosches Tiere ohne Großhirn. Bei diesen Versuchen wurden alle Reize mit Ausnahme des Lichts, dessen Einfluß untersucht werden sollte, ferngehalten. Wenn also

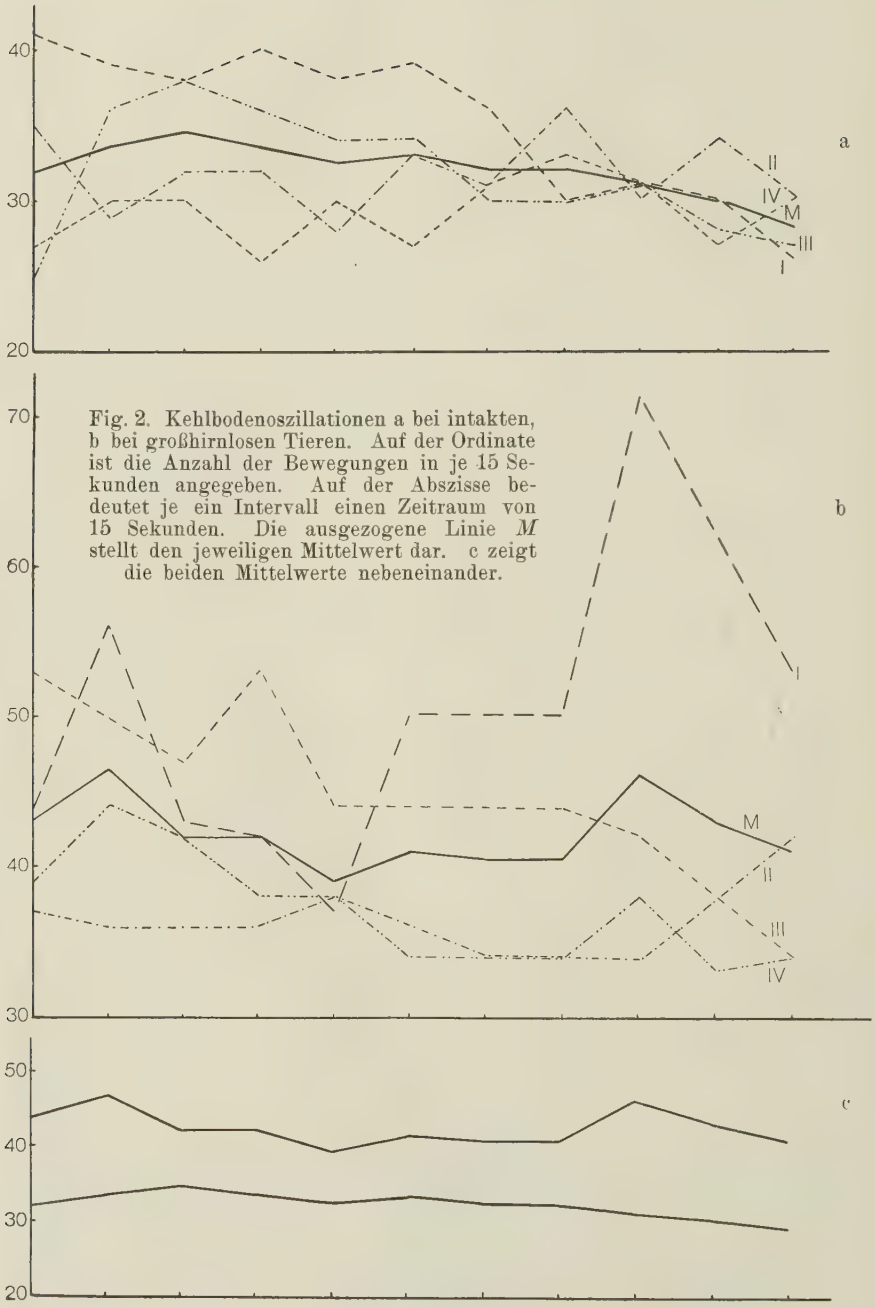

Fig. 2. Kehlbodenoszillationen a bei intakten, b bei großhirnlosen Tieren. Auf der Ordinate ist die Anzahl der Bewegungen in je 15 Sekunden angegeben. Auf der Abszisse bedeutet je ein Intervall einen Zeitraum von 15 Sekunden. Die ausgezogene Linie *M* stellt den jeweiligen Mittelwert dar. c zeigt die beiden Mittelwerte nebeneinander.

von diesen beiden Autoren auf Grund von gelegentlichen Beobachtungen angegeben wird, daß Reize, die durch Erschütterung, bzw. Geräusche an das Tier herangebracht werden, bei großhirnlosen Tieren weniger die Frequenz der Kehloszillationen beeinflussen als beim normalen, so kann es sich hier nur um Reize von sehr geringer Intensität handeln. Stärkere Reize dieser Art dagegen haben nach meinen Beobachtungen auch bei Tieren ohne Großhirn eine stimulierende Wirkung auf die Kehlbewegungen, welche größer sein kann als bei normalen Tieren (vgl. Fig. 2). Andererseits zeigen die Kurven dieser Abbildung, daß die Anzahl der Bewegungen beim großhirnlosen Tier längere Zeit konstant bleiben kann, daß also offenbar hier die Größe des Reizes eine gewisse untere Grenze überschreiten muß, bevor dieser auf die Frequenz der Kehlbodenoszillationen von Wirkung ist.

Tabelle 1.

Kehloszillationen in 15 Sek.

												Mittelwert	Max.	Min.
a) bei normalen Tieren:														
I	41	39	38	40	38	39	36	30	31	30	26	35,3	41	26
II	35	29	32	32	28	33	31	36	30	34	30	31,8	36	28
III	25	36	38	36	34	34	30	30	31	27	30	31,9	38	25
IV	27	30	30	26	30	27	31	33	31	38	27	29,1	33	26
Mittelwert der 4 Tiere	32	33,5	34,5	33,5	32,5	33,2	32	32,2	31	30	28,2	32	37	26, 25
b) bei großhirnlosen Tieren:														
I	44	56	43	42	37	50	50	50	71	62	53	50,7	71	37
II	37	36	36	36	38	36	34	34	34	38	34	35,7	38	34
III	53	50	47	53	44	44	44	44	42	38	42	45,5	53	38
IV	39	44	42	38	38	34	34	34	38	33	34	37,1	44	33
Mittelwert der 4 Tiere	43,2	46,5	42	42	39,2	41	40,5	40,5	46	43	41	42,2	71	33

Die Angaben der genannten Autoren habe ich nachgeprüft. Die Versuchsanordnung war folgende: Die Tiere befanden sich einzeln in einem Glasgefäß, das von oben durch eine Lampe schwach erleuchtet wurde. Die einzelnen Gefäße waren voneinander durch Pappschirme isoliert, so daß sich die Tiere gegenseitig nicht sehen konnten. Die Beobachtungen wurden durch einen feinen Spalt im Schirm vorgenommen, hinter welchem der Beobachter verborgen

blieb. Nachdem sich die Tiere etwa 2 Tage an das neue Milieu gewöhnt hatten, untersuchte ich die Frequenz der Kehlbodenoszillationen. Dabei handelte es sich um je vier großhirnlose und normale Tiere. Die einzelnen Zählungen wurden in Abständen von je 15 Minuten vorgenommen. Die Anzahl der Oszillationen in je 15 Sekunden ergibt sich aus der Tabelle 1. Die graphische Darstellung (Fig. 2) läßt das Ergebnis noch deutlicher als die Tabelle erkennen. Im Zusammenhang mit der Entfernung des Großhirns hat die Frequenz der Oszillationen nicht nur durchschnittlich zugenommen — und zwar um rund ein Drittel —, sondern es ist auch die Variationsbreite größer geworden. Im Gegensatz hierzu ist aber die Amplitude der einzelnen Kehloszillationen beim normalen Frosch stark veränderlich und kann eine Größe von ungefähr 5 mm erreichen, während sie beim großhirnlosen Tier eine Größe von 2 mm fast nie überschreitet. Nach diesen Ergebnissen stellt sich der Zusammenhang zwischen Großhirn und Kehloszillationen folgendermaßen dar: Auf die Frequenz übt es einen hemmenden Einfluß aus, und die Größe der einzelnen Oszillationen unterliegt weitgehend der an das Großhirn gebundenen Spontaneität.

Hier will ich noch eine Erscheinung erwähnen, die ich gelegentlich beobachtete. Goltz und Schrader haben eingehende Untersuchungen über den bei der Begattung auftretenden Umklammerungsreflex angestellt und sind zu der Auffassung gekommen, daß das trächtige Weibchen vom Männchen lediglich an der Körperform erkannt wird, und zwar sollen dem Männchen zur Erkennung nicht die höheren Sinnesorgane, sondern es soll ihm hierzu allein der Tastsinn dienen. Maßgebend soll die Berührung bestimmter Hautstellen sein, und die hierdurch herbeigeführte Erregung des Paarungstriebes soll durch längere Berührung aufrechterhalten werden. Wegen des Mangels an spontaner Bewegung sind großhirnlose Männchen nicht in der Lage, selbständig ein Weibchen aufzusuchen. Bringt man aber großhirnlose Tiere beiderlei Geschlechts zusammen, so kann nach den genannten Autoren Umklammerung stattfinden. Unter meinen 30 großhirnlosen Versuchstieren befanden sich 5 Weibchen. Zwecks Untersuchung, wie weit die Tiere ihre spontane Beweglichkeit verloren hätten, hielt ich sie zeitweilig in einer mit Wasser gefüllten Wanne, die teils nur so tief war, daß von einem auf dem Boden derselben sitzenden Tier nur noch der Kopf aus dem Wasser ragte. Als gegen Ende Oktober die Temperatur im Terrarium künstlich auf etwa 18° erhöht war,

fand ich nach einigen Tagen vier Weibchen von den Männchen so intensiv umarmt, daß sie infolge ihres Mangels an Spontaneität an einer tieferen Stelle des Wasserbeckens ertrunken waren. Aber auch die bereits toten Weibchen mußten den Männchen gewaltsam genommen werden. Die Geschlechtsorgane waren zu dieser Zeit noch nicht herangereift, die Tiere also zu einer echten Begattung noch garnicht fähig. Eine veränderte Körperform kam infolgedessen beim Weibchen als Erkennungsmerkmal keineswegs in Frage. Es scheinen hiernach vor allem noch andere Faktoren beim Zustandekommen der Begattung eine Rolle zu spielen. Ausgelöst wurde die ganze Erscheinung durch die plötzliche Temperaturerhöhung. Bei normalen Tieren konnte ich ein ähnliches Verhalten unter denselben Temperaturbedingungen nicht beobachten. Vielleicht dürfen wir die bei großhirnlosen Fröschen festgestellte Erscheinung als eine Enthemmung deuten.

Nach Kramsztük soll beim Frosch nach einseitiger Großhirnexstirpation eine Zunahme der Reflexerregbarkeit in der gegenüberliegenden Körperhälfte festzustellen sein. Etwas derartiges habe ich durchaus nicht beobachten können.

5. Fluchtbewegungen.

Schon oben wurde erwähnt, daß ein normales Tier flieht, wenn man ihm sich nähert oder es gar ergreifen will. Es wendet sich nach Yerkes erst dann zur Flucht, wenn es den Feind erblickt hat. Auf Geräusche, die das Herannahen des letzteren oder die Flucht seiner Genossen verkünden, flieht der Frosch nicht, er verharrt vielmehr bei erhöhter Aufmerksamkeit in Ruhe. Ganz anders als der freilebende Frosch, der bei jedem Versuch, ihn zu ergreifen, lebhaft flüchtet, kann das an die Gefangenschaft gewöhnte Individuum sich verhalten. Wohl hat man auch in vielen Fällen die größte Mühe, ein solches Tier zu erhaschen. Bei anderen Gelegenheiten aber läßt sich das Exemplar ohne den geringsten Fluchtversuch fangen. Doch muß. wie gesagt, das letztere Verhalten lediglich aus dem Einfluß der Gefangenschaft erklärt werden. Einer ganz anderen Beurteilung bedarf das Verhalten des großhirnlosen Frosches. Er läßt sich, wenn er in Ruhe ist, ohne Mühe ergreifen. Solange er sich aber auf Grund irgendeines sonstigen Reizes bereits in Bewegung befindet, flieht er jeden Feind wie ein normaler Frosch. Mit anderen Worten: erst wenn er sich selbst bewegt, beachtet er den Feind, genau so wie er ein unbewegtes Hindernis erst wahr-

nimmt, wenn er in Bewegung ist. Schrader gibt an, das großhirnlose Tier fliehe vor einer Natter genau so wie ein intaktes. Hierzu ist zu bemerken, daß eine Natter, wie Schrader selbst angibt, nur ein sich bewegendes Tier verfolgt. Handelt es sich dabei um einen großhirnlosen Frosch, so haben wir aber gesehen, daß ein solcher, solange er selbst in Bewegung ist, jedem Gegenstand ausweicht. In freier Natur würde ein großhirnloser Frosch, ganz abgesehen von dem Mangel an aktiver Nahrungsaufnahme, sehr rasch dem Untergang preisgegeben sein, da er — trifft ihn nicht zufällig irgendein Hautreiz — völlig apathisch dasitzt und in diesem Zustand weder seine Feinde erkennt, noch sich demzufolge ihnen entziehen kann.

Wie steht es nun bei einseitig großhirnlosen Tieren mit Reaktionen, die wir als Fluchtbewegungen zu deuten haben? Von Reptilien ist bekannt, daß bei ihnen eine Flucht leichter ausgelöst werden kann, wenn sich der betreffende Gegenstand der der erhaltenen Großhirnhälfte gegenüberliegenden Körperseite nähert, als wenn diese Annäherung von der gleichsinnigen Seite her geschieht. Dasselbe glaube ich für den einseitig großhirnlosen Frosch festgestellt zu haben. Danach ließe sich auch hier eine Fluchtbewegung leichter auslösen, wenn die ergreifende Hand von der der erhaltenen Großhirnhälfte gegenüberliegenden Körperseite genähert wird.

6. Optischer Drehnystagmus.

Eine Erscheinung, die nach Entfernung des Großhirns verloren geht, also demnach durch das Großhirn bedingt wird, ist der optische Drehnystagmus. Hierunter ist der normalerweise beim Menschen und bei vielen Tierarten auftretende Nystagmus zu verstehen, der in der Literatur beim Menschen auch wohl als Eisenbahnnystagmus bezeichnet wird. Dieser Nystagmus besteht beim Menschen im wesentlichen darin, daß die Versuchsperson das Bild eines Gegenstandes bei Verschiebung des letzteren auf der Retina festzuhalten bestrebt ist und darum mit den Augen dem Gegenstand folgt. Er ist beim Menschen an eine gewisse Aufmerksamkeit gebunden und tritt nur auf, wenn der betreffende Gegenstand fixiert wird. Von welchem Grade der Bewußtheit diese Fixierung begleitet ist, spielt beim Menschen keine Rolle. Diese nystagmischen Bewegungen können dem Einfluß des menschlichen Willens unterliegen. Man kann sie, wenn auch nur schwer, willkürlich unterdrücken. Man hat dazu nur nötig sich vorzunehmen, nicht zu fixieren.

Bei meinen Untersuchungen über diese Erscheinung bei Fröschen habe ich folgende Versuchsanordnung benutzt. Die Tiere wurden in einen Glaszylinder von 15 cm Durchmesser und derselben Höhe gesetzt. Dieser war unbeweglich an einem Stativ aufgehängt. Dieser erste Zylinder befand sich in einem zweiten von 25 cm Durchmesser. Letzterer war auf seiner Außenseite staketartig mit weißen und schwarzen Papierstreifen von 3 cm Breite beklebt. Der zweite Zylinder konnte auf einem horizontalen Drehtischchen um den ersten herumbewegt werden. Bei dieser Versuchsanordnung, bei der das Tier also nicht mitgedreht wird, tritt nur der optische Nystagmus in Erscheinung, nicht aber der Labyrinthreflex. Letzterer ist, wie ich hier erwähnen möchte, bei großhirnlosen Tieren noch vorhanden, was ich feststellen konnte, wenn ich die Tiere in einem undurchsichtigen Zylinder in horizontaler Richtung drehte. Die Tiere bewegten sich im Zylinder auf einem Kreise von entgegengesetztem Drehsinn.

Normale Tiere reagieren, wie ich häufig feststellen konnte, bei der Prüfung auf Nystagmus durchaus nicht immer auf die im folgenden zu beschreibende Weise. Vielmehr hängt ihr Verhalten, wie es auch schon für den Menschen erwähnt wurde, davon ab, ob der Gegenstand fixiert wird. Das Auftreten des Nystagmus setzt die Aufmerksamkeit des Versuchstieres voraus. Diese macht sich nach außen hin an seiner Haltung bemerkbar, indem es seinen Vorderkörper aufrichtet und mit den Augen intensiv auf die vor ihm befindliche Wand des Drehzylinders starrt. Wenn man ein Tier beobachtet, so kann man aus seiner Haltung voraussagen, ob und wann es auf Drehung des Zylinders reagieren wird.

Während der Rotation des äußeren Zylinders drehten sich im Falle entsprechender Aufmerksamkeit die normalen Tiere in demselben Sinn. Sie fixierten dabei die Wand des Drehzylinders und folgten mit dem Kopfe der Bewegung der Papierstreifen. Solange die Zylinderdrehung dauerte, erfolgte eine Rückdrehung des Kopfes in die Körperlängsachse nicht. Vielmehr bewegten sich die Tiere, wenn ihr Kopf das Maximum der Drehungsmöglichkeit erreicht hatte, im Sinne der Drehung an der Peripherie des inneren Zylinders entlang, um der Bewegung des Außenzylinders zu folgen. Eine Drehung der Augen allein ohne eine solche des Kopfes konnte nicht festgestellt werden. Von großhirnlosen Tieren wurden diese nystagmischen Bewegungen nicht mehr ausgeführt. Diese zeigten auf Drehung des Zylinders keinerlei Reaktion. Es ist also der Nystag-

mus vom Großhirn abhängig. Die Art des Zusammenhangs wurde näher untersucht und soll mit Hilfe der folgenden Schemata (Fig. 3) veranschaulicht werden. In diesen soll der Kreis den Drehzylinder, der äußere Pfeil die Drehrichtung desselben, der innere die des Tieres andeuten.

Wie aus den Figuren zu entnehmen ist, bestanden folgende Beziehungen:

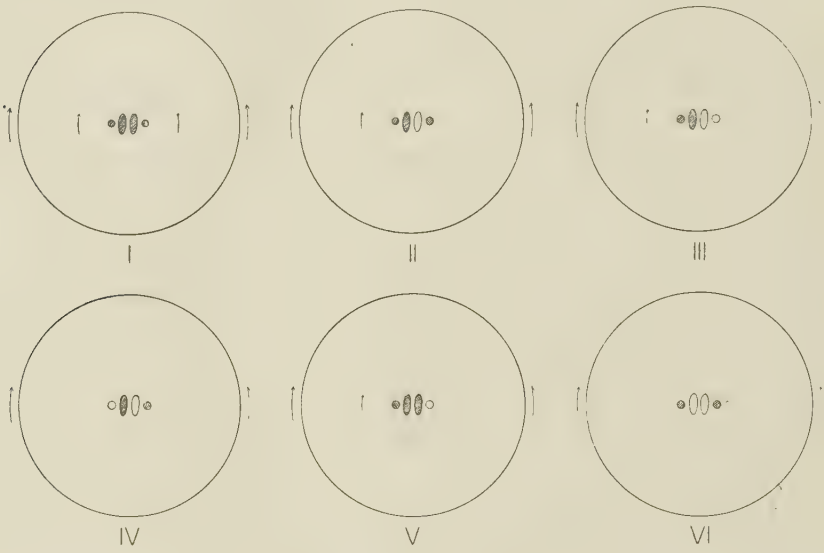

Fig. 3. Schemata zur Veranschaulichung des optischen Drehnystagmus. Der Kreis stellt den Drehzylinder, der äußere Pfeil die Drehung desselben und der innere die entsprechende Drehung des Tieres dar. Vom letzteren sind wiedergegeben Großhirnhemisphären und Augen, wobei die erhaltenen Teile schraffiert sind.

I. Ein normaler Frosch reagierte auf Rechtsdrehung des Zylinders mit nystagmischen Bewegungen nach rechts, auf Linksdrehung desselben mit ebensolchen nach links.

II. Nach Entfernung der rechten Großhirnhälfte erfolgte bei Rechtsdrehung des Zylinders Nystagmus nach rechts, bei Linksdrehung des Zylinders zeigten die Tiere keine Reaktion. Entsprechendes Verhalten trat nach Abtragung der linken Großhirnhälfte auf. Bei diesem Versuch fanden insgesamt 16 Tiere Verwendung.

III. Genau so verhielten sich 8 Frösche nach einseitiger Entfernung des Großhirns und des gleichseitigen Auges.

IV. Wurden eine Großhirnhälfte und das gegenseitige Auge entfernt, so trat keine Reaktion mehr auf. Die 8 untersuchten Tiere verhielten sich genau so wie die beiderseits großhirnlosen.

V. Die Zerstörung eines Auges hatte dieselbe Wirkung wie die Abtragung der gleichseitigen Großhirnhälfte. Denn bei rechts geblendeten Tieren, die noch über beide Hemisphären verfügten, zeigte sich wohl noch Nystagmus nach rechts, nicht aber ein solcher nach links. Entsprechend verhielten sich linksseitig geblendete Tiere. Diese Untersuchungen wurden bei je vier Tieren ausgeführt.

VI. Nach vollständiger Abtragung des Vorderhirns war jede Reaktion verschwunden. Solche Tiere verhielten sich in diesem Fall wie völlig geblendete. Dies konnte an 30 Individuen sichergestellt werden. Bei einem einzigen Tier, das noch nach links drehte, konnte ich nachträglich eine unvollständige Entfernung des rechten Vorderhirns feststellen.

Aus Fig. 3 No. III und IV folgt, daß Nystagmus noch stattfindet, wenn eine Großhirnhälfte und das gleichseitige Auge erhalten sind. Die Nervenbahnen, die diesen Vorgang vermitteln, müssen demnach vom Auge zur gleichseitigen Hemisphäre verlaufen. Hiermit übereinstimmend verlaufen die Bahnen beim Labyrinthreflex. Aus Versuchen mit Froschlarven ist bekannt, daß diese nach Ausschaltung des rechten Labyrinths auf Rechtsdrehung nicht mehr mit einer Kompensationsbewegung nach links antworten, wohingegen höhere Wirbeltiere, wie z. B. die Taube, nach Entfernung eines Labyrinths noch entsprechende Kompensationsbewegungen nach beiden Seiten zeigen. Die Nervenbahnen, die den optischen Nystagmus vermitteln, verlaufen also beim Frosch vom Auge über die gleichseitige Hemisphäre — und zwar, wie meine im folgenden zu schildernden Abtragungsversuche zeigen werden, über den hinteren Teil derselben. Bei der Blendung der Tiere begnügte ich mich anfangs damit, nur die Linse zu entfernen. Dabei machte ich die Feststellung, daß derartig an einem Auge behandelte Tiere durchaus noch nystagmisch reagierten. Zum Beispiel zeigten rechts der Linse beraubte, im übrigen aber intakt gelassene Tiere noch normales Verhalten. Nur war die Bewegung nach links etwas schwächer. Es genügte offenbar zur Entstehung dieses Vorganges vollkommen, wenn mit dem operierten Auge nur noch Hell und Dunkel wahrgenommen werden konnte. Ich vermochte dies bei allen 9 derartig operierten Tieren zu beobachten. War dagegen beiderseits nur die Linse entfernt, so reagierten die Tiere nicht mehr. Es muß also

wenigstens auf einem Auge ein Bild entstehen, während für das andere die bloße Unterschiedsempfindlichkeit genügt.

Wie der horizontale so war auch der vertikale Nystagmus bei den untersuchten Tieren nach Abtragung des Großhirns verlorengegangen. Bei diesem Versuch wurde die Rotationsachse des äußeren Zylinders in die Horizontale gebracht, so daß sich die Papierstreifen vor den Augen des Tieres in vertikaler Richtung auf- oder abbewegten. Normale sowie einseitig großhirnlose Tiere folgten dieser Drehung mit einer solchen ihres Kopfes in demselben Sinne. Nicht etwa wurde bei den einseitig operierten Individuen die eine Seite des Kopfes mehr oder weniger gehoben oder gesenkt als die andere. Ebenso verhielten sich die einseitig geblendeten Tiere.

Ich möchte annehmen, daß der Ausfall des Nystagmus beim großhirnlosen Frosch durch den Mangel an Aufmerksamkeit zwar nicht ausschließlich bedingt wird, aber doch mit ihm in gewissem Zusammenhang steht. Denn für viele Sinneseindrücke, die von außen an den großhirnlosen Frosch herantreten, ist er nicht mehr empfänglich, jedenfalls zeigt er auf solche keine Reaktionen mehr. Überhaupt scheint mir bei den meisten Ausfallserscheinungen bei Fröschen ohne Großhirn dieser Mangel an Aufmerksamkeit mit hereinzuspielen. Die letztere würde somit eine wesentliche Funktion dieses Hirnteiles ausmachen.

Ähnliche Betrachtungen hat man an Experimente mit höheren Wirbeltieren, und zwar vor allem an solche mit dem großhirnlosen Hund geknüpft. Die Art und Weise, wie ein solches Tier auf Sinneseindrücke reagiert, hängt in weitem Maße von der Aufmerksamkeit desselben ab, die hier ebenfalls mit Abtragung des Großhirns verloren geht. Bei einem großhirnlosen Hund kann man die Empfindlichkeit für Sinneseindrücke, auf die er gewöhnlich nicht mehr reagiert, dadurch herbeiführen, daß man dem Tier etwas zu fressen gibt und dadurch die verlorengegangene Aufmerksamkeit wieder herstellt. Solche Tiere werden dann für Reize oft sogar überempfindlich. Könnte man bei einem großhirnlosen Frosch ebenfalls die Aufmerksamkeit wieder herstellen, so würden vielleicht auch bei ihm diese Ausfallserscheinungen ganz oder teilweise wieder verschwinden. Ähnlichkeit mit dem Verhalten des großhirnlosen Frosches zeigt auch der „schlafartige Zustand", der nach Karplus und Kreidl bei Affen durch Abtragung gewisser Teile der Großhirnrinde hervorgerufen wird.

In weiteren Experimenten wurde versucht, den Nystagmus im

Großhirn näher zu lokalisieren. Das Vorderhirn wurde bei einer Anzahl von Tieren in verschieden weitem Umfange abgetragen, und nach jeder Operation wurde auf Ausfallserscheinungen kontrolliert. Das Vorderhirn konnte bis auf etwa das hintere Viertel beiderseits entfernt werden, ohne daß sich das Verhalten der Tiere in diesem Punkte geändert hätte. Wurden aber von diesem Rest noch die lateralen Teile abgetragen, so traten keine nystagmischen Bewegungen mehr auf. Bei einseitiger Exstirpation dieses Stückes zeigte sich noch Reaktion nach dieser Seite hin. Es muß also diese Funktion in jenem Hirnteil liegen, und sie geht entsprechend verloren, wenn man ihn allein entfernt. Auch diese Operation wurde durchgeführt; bei 7 derartig operierten Tieren zeigten 5 keine Reaktion mehr. Wie die nachträgliche Untersuchung der fixierten Gehirne ergab, war bei diesen 5 Tieren das genannte Gebiet zerstört worden. Bei den zwei anderen war die Entfernung des betreffenden Teiles keine vollständige. Die Untersuchung über den Nystagmus geschah sowohl unmittelbar nach der Operation als auch mehrfach im Verlauf der anschließenden 12 Monate. Der Ausfall blieb bestehen. Ein vikariierendes Eintreten anderer Hirnteile kommt also auch hier nicht in Frage.

III. Wirkung von Großhirnoperationen auf das Lernen des Frosches.

Nachdem die Merkmale, durch die sich ein großhirnloser Frosch vom normalen unterscheidet, charakterisiert worden sind, soll die Frage untersucht werden, erstens, wie weit ein normaler Frosch zu lernen und das Gelernte zu verwerten vermag, und zweitens, in welchem Verhältnis erlernte Handlungen, also Erfahrungen, zum Großhirn stehen. Von höheren Wirbeltieren ist uns bekannt, daß die Assoziationen an das Großhirn geknüpft sind und daß sie nach Abtragung desselben verloren gehen. Nur für wenige Großhirnfunktionen konnte bisher gezeigt werden, daß sie nach Zerstörung ihrer eigenen Gebiete von anderen Hirnteilen vikariierend übernommen werden. Im Vergleich zu diesen höheren Wirbeltieren ist der Frosch viel weniger in der Lage, individuelle Erfahrungen zu sammeln und bei späteren Handlungen zu verwerten. Die angeborenen Reaktionsbereitschaften spielen bei ihm die Hauptrolle. Durch die Arbeiten von Yerkes ist bekannt, daß *Rana esculenta* im Experiment einfache Assoziationen bilden und situationsgemäß verwerten kann.

Es blieb also im besonderen die Frage zu klären, ob eine Dressurfähigkeit beim Frosch auch an andere Hirnteile gebunden sei.

Die Untersuchungen über die Dressurfähigkeit der Tiere wurden durch Einführung des Begriffs der bedingten Reflexe von seiten Pawlow's auf eine neue Basis gestellt. Bei der von diesem Autor angewandten Methode wird dem Versuchstier die Möglichkeit gegeben, zwei gleichzeitig auftretende Reize mnemisch zu verknüpfen, d. h. zwischen diesen beiden Reizen Assoziationen zu bilden. Mit dem „unbedingten Reiz", der allein für sich eine bestimmte Reaktion des Tieres auslöst, wird gleichzeitig ein „bedingter Reiz" an das Tier herangebracht, auf den es für gewöhnlich nicht reagiert. Diese Doppelreize werden solange appliziert, bis die Reaktion auch schon bei Erscheinen des bedingten Reizes allein zustande kommt. Bei dieser Dressurmethode werden also die bedingten Reflexe durch Übung erworben, sie machen einen wesentlichen Teil der Gedächtnisinhalte des betreffenden Individuums aus. Nimmt man an, daß jedem einzelnen Reiz ein bestimmtes Zentrum zugeordnet ist, so muß nach Ausbildung des bedingten Reflexes oder der Dressur eine neue Bahn, die ursprünglich nicht vorhanden war, zwischen diesen beiden Zentren entstanden sein. Es kam für mich darauf an, zwei geeignete Reize zu finden, die vom Frosch leicht perzipiert werden können. Da ein Frosch auf Hautreize sehr leicht reagiert, so wählte ich einen solchen als den unbedingten Reiz; als bedingten habe ich in zwei Versuchsreihen einen optischen, bzw. akustischen Sinnesreiz angewandt. Aus den Labyrinthversuchen von Yerkes wissen wir, daß der intakte Frosch lernt, zwei verschiedene ihm dargebotene Farben zu unterscheiden; etwa gleichzeitig mit den Farben gegebene Unterschiede in der Lichtintensität blieben bei den Yerkes'schen Versuchen unberücksichtigt.

Bei den im folgenden zu besprechenden Experimenten muß eine Besonderheit des Frosches berücksichtigt werden. Dressurversuche können natürlich nur in einem engbegrenzten Raum vorgenommen werden, und gerade der gefangen gehaltene Frosch kann ein ganz anderes Verhalten zur Umwelt zeigen als der in Freiheit befindliche. Aber vielleicht ist es nicht einer Wirkung der Gefangenschaft allein zuzuschreiben, wenn ein Frosch einmal eine spezifische Reaktion zeigt, sich ein anderes Mal dagegen unter denselben Versuchsbedingungen anscheinend völlig indifferent verhält. In Wirklichkeit aber beobachtet er alle Vorgänge mit erhöhter Aufmerksamkeit. Es kommt hinzu, daß das Verhalten der Tiere durch die

Gefangenschaft mehr oder weniger stark verändert sein kann, weshalb sie unter Umständen ihre Leistungsfähigkeit nicht voll zur Geltung bringen. Bei dem gefangengehaltenen normalen Frosch braucht also ein Verharren in Ruhe noch keineswegs zu bedeuten, daß er die an ihn herangebrachten Reize nicht perzipiert hätte oder daß er nicht situationsgemäß auf sie zu reagieren vermöchte. Worauf es im einzelnen Falle beruht, daß das Versuchstier bald reagiert und bald nicht, läßt sich nicht entscheiden. Bei der Auswertung meiner Dressurversuche dürfen diese Verhältnisse nicht außer acht gelassen werden. Es spricht noch nichts für ein negatives Ergebnis, wenn das Tier das eine oder andere Mal auf Strafreize nicht mit der spezifischen Bewegung reagiert. Man darf also nicht erwarten, in meinen Resultaten einen hundertprozentigen Dressurerfolg verzeichnet zu finden.

Zunächst muß ich kurz auf die Yerkes'schen Labyrinthversuche eingehen und das herausstellen, worin sie sich prinzipiell von den durch mich in der Hauptsache angewandten Dressurmethoden unterscheiden. Zunächst habe ich die von Yerkes angestellten Experimente ebenfalls durchzuführen versucht, aber bald wieder aufgegeben, weil sie bei den großhirnlosen Tieren wegen deren Mangels an spontaner Bewegung nicht zum Ziele führten.

Das von mir benutzte Labyrinth bestand aus einem Kasten von 30 cm Breite und etwa 80 cm Länge. Oben war es verschlossen. Die Beobachtung erfolgte durch einen kleinen Spalt an jenem Ende des Kastens, an dem die Tiere ihre Bewegung begannen. Durch einen etwa in der Mitte dieses Kastens angebrachten Keil verengte sich der Raum zu zwei schmalen Durchgängen, von denen der rechte in einen hinten durch eine Glasplatte verschlossenen Raum, der linke dagegen in den Käfig führte, an den die Tiere gewöhnt waren. Die Wände der ganzen rechten Hälfte des Labyrinths waren rot, die der linken weiß. Diese verschiedenen Farben sollten den Tieren bei Auffinden des richtigen Ausganges zur Orientierung dienen. Wurden die normalen Frösche in das Labyrinth hineingesetzt und sich selbst überlassen, so saßen sie anfangs immer eine kurze Zeit ruhig da, begannen dann aber spontan sich in Richtung auf einen der beiden Ausgänge zu bewegen. Dabei liefen zu Beginn dieses Versuches die Tiere teils in die linke Hälfte des Labyrinths, von wo aus sie unbehindert in ihren Käfig gelangten, teils liefen sie in die rechte Hälfte, die hinten durch die Glasplatte verschlossen war. Dort wurden sie durch einen elektrischen Reiz zur Umkehr ver-

anlaßt und gelangten wieder in den Anfangsteil des Labyrinths. Hier begannen sie dieselbe Bewegung nochmals, bis sie endlich den richtigen Ausgang zu ihrem Käfig fanden. Das Ziel wurde also zunächst nur zufällig erreicht. Nach einer größeren Anzahl solcher Probierversuche lernten es die Tiere immer besser den richtigen Ausgang zu finden. Sie bewegten sich schließlich fast immer sogleich auf diesen zu, wenn sie in das Labyrinth hineingesetzt wurden. Der rechte Teil desselben wurde viel seltener gewählt als zu Anfang. War der Käfig erreicht, so wurden weitere Probier- und Suchbewegungen nicht mehr ausgeführt. Die Probierbewegungen während des Aufenthalts im Labyrinth führte das Tier deshalb aus, weil es sich in einer durchaus ungewohnten Umgebung befand und aus dieser hinauszugelangen versuchte. Jene Merkmale, die dem Tier auf dem einmal durch Zufall gefundenen Wege entgegentraten, wurden von ihm mnemisch festgehalten und bei den nächsten Versuchen entsprechend verwertet. Und die Anzahl der Probierversuche nahm mit der Häufigkeit der Wiederholung ab. Yerkes führte täglich eine Versuchsserie durch, bei der er seine Tiere zehnmal in Abständen von je 10 Minuten durch das Labyrinth hindurchschickte. Nach zehn Tagen wählten die Tiere mit absoluter Sicherheit den richtigen Gang. Bei diesem Labyrinthversuch kamen als Orientierungsmerkmale die verschiedenen Farben an den Seitenwänden der Ausgänge und die Richtung „rechts“ und „links“ in Frage. Die Tiere lernten, den elektrischen Reiz und das Rot der Wände des versperrten Ausgangs zu fliehen. Zwischen diesen durch den Versuch gegebenen Faktoren und der bei der Bewegung einzuschlagenden Richtung wurden also Assoziationen gebildet. Das Tier besaß Lernvermögen. An diesem Lernen ist aber das Tier insofern aktiv beteiligt, als es in dem ihm ungewohnten Labyrinth spontan herumspringt und einen Ausweg sucht. Da ein großhirnloser Frosch keinerlei spontane Beweglichkeit mehr besitzt, sondern in das Labyrinth gebracht, an derselben Stelle verharrt, an die man ihn hingesetzt hat, so kann für ihn die vorliegende Versuchsanordnung nicht mehr in Frage kommen. Man könnte versuchen, beim großhirnlosen Frosch den Mangel an Spontaneität durch Schmerzreize zu ersetzen. Doch wie bereits im Abschnitt über die spontanen Bewegungen dargelegt wurde, werden durch solche Reize nur ungerichtete, aber niemals auf ein Ziel bezogene Bewegungen ausgelöst.

Für das Lernen im Labyrinth ist also das Vorhandensein der Spontaneität Vorbedingung. Wenn aber infolge Verlust des letzteren

der großhirnlose Frosch in diesem speziellen Fall zu lernen außerstande ist, so spricht dies nicht schon gegen seine Lernfähigkeit überhaupt. Denn die bedingten Reflexe als solche sind durchaus unabhängig von der Spontaneität. Pawlow nimmt an, daß jedem Reiz im Gehirn ein Zentrum entspricht. Sowohl der bedingte als auch der unbedingte vermag für sich allein nur sein eigenes Zentrum zu erregen. Nachdem diese beiden Zentren jedoch oftmals gleichzeitig erregt worden sind, indem beide Reize im selben Moment an das Tier herangebracht wurden, entsteht eine Verbindung der beiden Zentren, so daß schließlich der bedingte Reiz allein dieselbe Wirkung auszulösen vermag wie der unbedingte. Wählen wir die beiden Reize so, daß bei diesem Versuch das Vorhandensein der Spontaneität des Tieres nicht vonnöten ist, so wäre es denkbar, daß ein bedingter Reflex auch von einem großhirnlosen Frosch ausgebildet werden könnte.

1. Dressur auf optische Reize.

Dieser Versuch wurde in der Dunkelkammer durchgeführt, um alle durch unkontrollierte Belichtung hervorgerufenen Störungen zu vermeiden. Die Versuchstiere befanden sich einzeln in Glaszylindern von 15 cm Durchmesser und derselben Höhe. Oben waren diese Gefäße durch ein Drahtnetz verschlossen, und außerdem war ihr halber Umfang durch Aufkleben von Papier undurchsichtig gemacht, so daß sich die Tiere bei entsprechender Aufstellung der Gefäße gegenseitig nicht sehen und in ihren Reaktionen beeinflussen konnten. Die Gefäße wurden in einem Kreis von 120 cm Durchmesser um eine Lampe von 60 Watt Lichtstärke herum so aufgestellt, daß die offenen Seiten dem Licht zugekehrt und sie im Innern hell erleuchtet waren. Die Tiere wurden zunächst zwei Tage lang an diese Versuchsverhältnisse gewöhnt, dann erst wurde mit der Dressur begonnen. Die Beeinflussung der Tiere durch den Doppelreiz geschah an den verschiedenen Tagen nicht gleichmäßig häufig, doch wurden sie an jedem Vor- und Nachmittag mehrfach der Übung unterworfen. Zwischen je zwei Doppelreizungen lag jedesmal ein Zeitraum von 30 Minuten. Der unbedingte Reiz bestand in einer schmerzhaften Berührung der hinteren Extremitäten an den Fußwurzeln mittels eines Glasstabes. Auf diesen Reiz hin pflegten die Tiere von der Stelle zu hüpfen. Zur Herstellung des bedingten Reizes wurde zwischen Lampe und Tier eine rote Glasplatte gebracht, wodurch sowohl die Farbe als auch die Intensität des Lichts stark verändert

wurde. Auf diesen letzteren Reiz allein reagierten die Tiere nicht. Diese beiden Reize wurden so kombiniert, daß zuerst der bedingte und wenige Sekunden später der unbedingte gesetzt wurde. Es war beabsichtigt, bei den Tieren einen bedingten Reflex in der Art zustande zu bringen, daß sie schließlich den optischen Reiz allein durch Forthüpfen beantworten. Eine solche Reaktion ließ sich zwar nicht herbeiführen, immerhin wurde erreicht, daß die Tiere zusammenzuckten, sobald die rote Glasplatte vorgehalten wurde, was sie zu Beginn der Versuchsserie niemals taten.

Nachdem in Vorversuchen eine solche Möglichkeit der Dressur erkannt worden war, wurden im Hauptversuch folgende Daten gewonnen:

Versuch: 4 normale Tiere, A, B, C und D, wurden vom 30./9. ab 7 Tage lang, insgesamt 94 mal dem kombinierten Reiz unterworfen. Vom 7./10. an begannen sie die angedeutete Reaktion auf den optischen Reiz zu zeigen. Es wurde dann auch weiterhin, selbst wenn ein Tier zusammengezuckt war, noch jedesmal der

Tabelle 2.

	7. 10.				8./10.				9. 10.				10./10.			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
8^{30}									—	—	—	—	—	—	—	—
9^{00}									—	—	—	—	+	+	+	+
9^{30}					—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+
10^{00}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+
10^{30}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—
11^{00}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	+
11^{30}					+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	
12^{00}									—	—	—	—				
12^{30}									—	—	—	—	+	+	—	—
1^{00}									—	—	—	—	—	—	—	—
1^{30}									—	—	—	—				
2^{00}									—	—	—	—	—	—	—	—
2^{30}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+
3^{00}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
3^{30}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—
4^{00}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4^{30}	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+	+	+
5^{00}	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—
5^{30}	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	+	—	+
6^{00}	—	—	—	—	—	—	—	—								
6^{30}					—	—	—	—								
7^{00}					—	—	—	—								
Tagesergebnis	1		1		1			1	3	4	3	3	8	8	5	7
Tagesergebnis in %	9	0	9	0	6,6	0	0	6,6	15,8	21	15,8	15,8	47	47	29,4	41

taktile Reiz unmittelbar nach dem optischen appliziert. In der Tabelle 2 bedeutet — keine Reaktion, + Zusammenzucken. Den Erfolg der Dressur zeigt außerdem die graphische Darstellung (Fig. 4). In dieser ist das prozentuale Auftreten des bedingten Reflexes an den letzten Dressurtagen dargestellt. Von einer Unregelmäßigkeit der Kurven A und C abgesehen, zeigen alle einen gleichmäßigen Anstieg während dieser 5 Versuchstage.

Daß diese Tiere Assoziationen gebildet hatten, d. h. daß Rot für sie eine Bedeutung erlangt hatte, zeigte fernerhin auch folgender Versuch, der 16 Tage nach Abbruch der Dressur vorgenommen wurde. Die auf obige Weise dressierten Tiere A, B und D wurden durch das Labyrinth hindurchgeschickt, und zwar jedes 20 mal. Entsprechend dem oben geschilderten Dressurversuch waren in dem Labyrinth die Wände desverschlossenenAusgangs rot, die des offenen weiß gehalten. Das Tier A wählte 18 mal, B 16 mal und D 15 mal Weiß, also den richtigen Ausgang (vgl. Tab. 3). Während von den nicht dressierten Tieren keiner der Ausgänge des Labyrinths bevorzugt wurde, vermieden die drei dressierten Tiere in 90, 80 bzw. 75 % der Versuche den roten Ausgang. Auch hieraus muß geschlossen werden, daß der schmerzende Hautreiz mit Rot assoziiert, also ein bedingter Reflex gebildet worden war, und daß dieser letztere sich über zwei Wochen lang erhalten hatte, ohne daß inzwischen weitere Übungen erfolgt waren. Die Art der optischen Reizung war in beiden Fällen wesentlich voneinander verschieden. Es kommt anscheinend für den Frosch bei Einübung bedingter Reflexe vielmehr auf den Reiz als solchen als auf seine Qualität an.

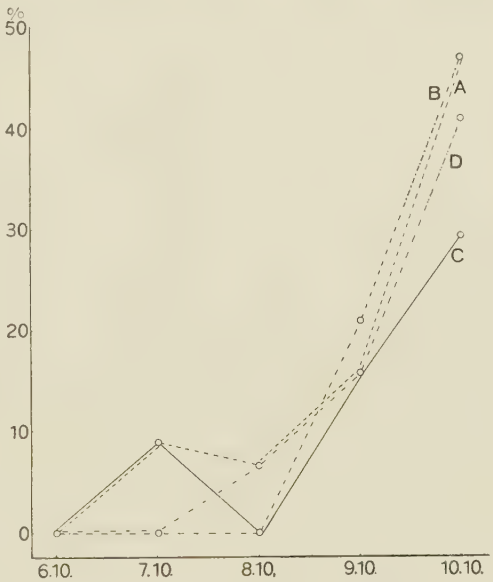

Fig. 4. Intakte Frösche. Prozentuales Auftreten des bedingten Reflexes vom 7. bis zum 11. Dressurtag.

Tabelle 3.

	1.—10. mal			11.—20. mal			Insgesamt
	weiß	rot	richtige Wahl in % der Fälle	weiß	rot	richtige Wahl in % der Fälle	richtig gewählt in % der Fälle
Tier A	8	2	80	10	0	100	90
„ B	7	3	70	9	1	90	80
„ D	6	4	60	9	1	90	75

Nachdem den Tieren A, B, C und D die vordere Hälfte des Großhirns abgetragen worden war, wurden sie wieder nach der alten Methode der Reizkombination unterworfen. Durch 122 Übungen, die sich auf 10 Tage verteilten, konnte eine Reaktion nicht wieder erreicht werden. Die Tiere verhielten sich nun dem optischen Reiz gegenüber vollkommen indifferent. Ebensowenig reagierten vier andere Tiere, denen das Vorderhirn in demselben Umfang entfernt worden war, nach 200 solcher während 17 Tagen erfolgter Doppelreizungen. Die Dressurfähigkeit ist also an die Vorderhälfte des Großhirns gebunden.

Bei großhirnlosen Fröschen konnte ebenfalls nach 200 während eines Zeitraums von 17 Tagen stattgehabter Übungen eine Reaktion nicht erreicht werden. Im ganzen wurden 18 großhirnlose Tiere untersucht, aber nicht einmal ließ sich beobachten, daß sie irgendwie ihre Haltung änderten, wenn die rote Glasplatte vorgehalten wurde. Völlig teilnahmslos saßen sie da.

Eine weitere Versuchsserie wurde an Individuen vorgenommen, die folgendermaßen behandelt waren. Den Fröschen E, F, G und H exstirpierte ich die linke Hemisphäre, den Tieren J und K außerdem noch das rechte Auge und den Tieren L und M rechte Großhirnhälfte und rechtes Auge. Nachdem diese 8 Individuen im Verlauf von 7 Tagen insgesamt 100 mal den kombinierten Reizen ausgesetzt worden waren, zeigten sich vom achten Tage an bei 3 der einseitig großhirnlosen und bei den beiden außerdem noch gleichseitig geblendeten Tieren Reaktion auf den bedingten optischen Reiz (vgl. Tabelle 4). Worauf es zurückzuführen ist, daß das einseitig großhirnlose Tier H dauernd ohne Reaktion blieb, muß ich unentschieden lassen. Wie aus der Tabelle und der graphischen Darstellung (Fig. 5) hervorgeht, waren die drei einseitig großhirnlosen Frösche E, F und G genau so gut imstande, Assoziationen zu bilden wie normale, es war also hierfür eine Hemisphäre vollkommen ausreichend. Ebenso schnell ließen sich die Tiere L und M dressieren (Fig. 5). Der

Tabelle 4.

	16. 6.								17./6.								18./6.								19./6.							
	l. Hem. entfernt				l. Hem. r. Au.		r. Hem. r. Au.		l. Hem. entfernt				l. Hem. r. Au.		r. Hem. r. Au.		l. Hem. entfernt				l. Hem. r. Au.		r. Hem. r. Au.		l. Hem. entfernt				l. Hem. r. Au.		r. Hem. r. Au.	
	E	F	G	H	J	K	L	M	E	F	G	H	J	K	L	M	E	F	G	H	J	K	L	M	E	F	G	H	J	K	L	M
9^{00}	+	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	–	–	–	+	–	–	+	+	–	–	–	+	+								
9^{30}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
10^{00}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	+	–
10^{30}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
11^{00}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
11^{30}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	+
12^{00}	+	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+	–								
12^{30}																																
1^{00}																																
1^{30}																																
2^{00}									–	+	+	–	–	–	+	+	–	+	+	–	–	–	+	+								
2^{30}																																
3^{00}									–	+	+	–	–	–	+	–	–	+	+	–	–	–	+	–	+	+	–	–	–	+	–
3^{30}									–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	+
4^{00}									–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–								
4^{30}									–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–								
5^{00}									+	+	+	–	–	–	+	–	+	+	+	–	–	–	+	–	+	+	+	–	–	–	+	–
5^{30}									+	+	+	–	–	–	+	–									–	–	–	–	–	–	–	–
6^{00}									–	–	–	–	–	–	–	–									+	+	+	–	–	–	+	+
6^{30}									–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–								
7^{00}									–	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
7^{30}																	+	+	+	–	–	–	+	–	+	+	+	–	–	–	+	–
Tagesergebnis	2	1	1				2	1	3	6	6				6	1	2	6	6				6	2	7	6	6				7	3
Tagesergebnis in %	28,5	14	14				28,5	14	17,6	35	35				35	6	12,5	37,5	37,5				37,5	12,5	58	50	50				58	25

optische Reiz wird also von dem gleichseitigen Auge perzipiert. Nach Entfernung eines Auges und der gekreuzten Hemisphäre kamen bei den Tieren J und K keine Assoziationen mehr zustande. In diesem Falle treten also, wie beim optischen Nystagmus, die betreffenden Opticusfasern in die gleichseitige Großhirnhälfte über, dagegen liegt bei den höheren Wirbeltieren eine Kreuzung dieser assoziativen Sehbahnen vor.

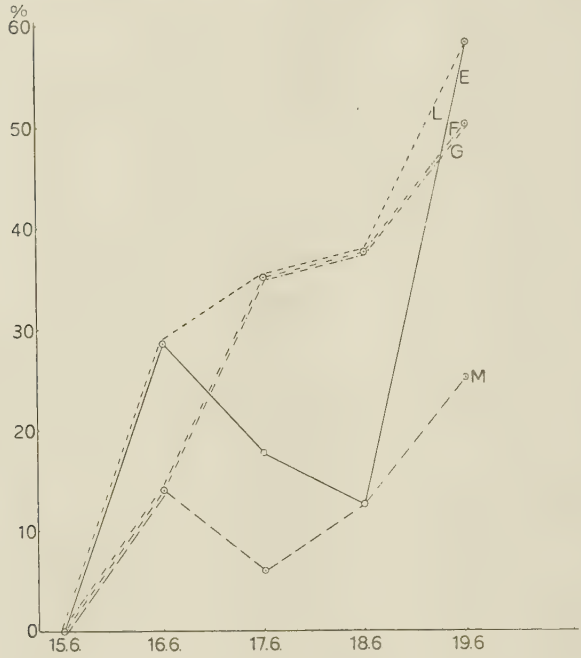

Fig. 5. Operierte Frösche. Prozentuales Auftreten des bedingten Reflexes vom 7. bis zum 11. Dressurtage. Exstirpiert wurde den Tieren *E*—*G* die linke Hemisphäre, den Tieren *L* und *M* rechte Hemisphäre und rechtes Auge.

Der Dressurversuch auf optische Reize lehrt also folgendes: ein Forthüpfen des Frosches, wie es durch den unbedingten Hautreiz allein ausgeübt wird, wurde nicht erreicht. Doch liegt ein wesentlicher Unterschied zwischen normalen und großhirnlosen Tieren darin, daß die ersteren am Ende der Dressur bei Auftreten des bedingten Reizes zusammenzuckten. Dies muß als Beweis dafür angesehen werden, daß die beiden Reize assoziiert wurden; daß dagegen der bedingte Reiz allein keine Fortbewegung zu bewirken vermochte, zeigt die Grenzen, die den Fähigkeiten des Frosches gezogen sind. Er vermag nicht zu lernen, sich dem schmerzsetzenden Reiz durch Flucht zu entziehen.

2. Dressur auf akustische Reize.

Der Versuch, den Frosch auf einen Ton zu dressieren, ist im Prinzip dem obigen gleich. Bekanntlich hält sich ein Frosch normalerweise auf dem Lande auf. Naht sich ein Feind, so springt er ins Wasser, um nach Verschwinden desselben wieder ans Ufer empor-

zuklettern. Die Tondressur geschah in einem Käfig, der zur einen Hälfte von einem Wasserbassin, zur anderen von einer Plattform eingenommen wurde. Der Wasserbehälter war 30 cm tief, die Wasseroberfläche maß 40 × 27 cm. Von dieser aus war die 40 × 25 cm große Plattform unmittelbar zu erreichen. Plattform und Wasserbassin waren von einer 20 cm hohen Wand umgeben, und der Käfig war oben durch eine Glasplatte verschlossen. Auf der Plattform waren 20 Drähte parallel zueinander angeordnet, sie standen abwechselnd mit dem positiven und negativen Pol einer 8 Volt starken Stromquelle in Verbindung. War der Strom eingeschaltet, so führte das auf der Plattform sitzende Tier, da es immer mehrere Drähte berührte, einen Schluß des Stromkreises herbei und empfing dabei einen elektrischen Reiz. Dieser elektrische Hautreiz veranlaßte die Tiere, ins Wasser zu springen. Die normalen Frösche begaben sich häufig nach kurzer Zeit von selbst wieder auf die Plattform, die großhirnlosen mußten wegen ihres Mangels an Spontaneität jedesmal aus dem Wasser herausgenommen und auf die Plattform gesetzt werden. Der elektrische Schlag bildete bei diesen Versuchen den unbedingten Reiz. Als bedingter Reiz wurde ein Ton verwandt, der mit einer Lippenpfeife erzeugt wurde und in seiner Höhe reguliert werden konnte. Es wurden in mehreren Versuchsreihen verschieden hohe Töne angewandt. Die Dressur der intakten Frösche wurde erst begonnen, nachdem sich die Tiere eine Woche lang an den Käfig gewöhnt hatten und auch mit dem Experimentator soweit vertraut waren, daß sie auf sein Erscheinen in keiner Weise mehr reagierten. Alle störenden Geräusche im Versuchsraum wurden vermieden. Bei diesem Versuch wurden 10 intakte Tiere verwandt. Allerdings ist hier zu bemerken, daß nicht in jedem Falle, wenn der Dressurreiz gesetzt wurde, sich sämtliche Tiere auf der Plattform befanden (s. hierzu Tab. 5). Es unterlagen also die einzelnen Individuen in durchaus verschiedenem Grade der Dressur. Trotz einer sich über $3\frac{1}{2}$ Wochen erstreckenden Übung konnte nicht erreicht werden, daß die Tiere auf den Ton allein ins Wasser sprangen. Sie hörten ihn aber, denn sie zuckten gelegentlich bei seinem Erklingen zusammen oder drehten sich zum Wasserbassin um.

Die folgende Tabelle 5 soll das Verhalten der Versuchstiere während der Dressur veranschaulichen. Es ist die Anzahl der Tiere angegeben, die sich bei jedem einzelnen Versuch auf der Plattform befanden. In den Klammern ist angegeben, wieviel Tiere bei den

Ta-

	2./9.	3./9.	4./9.	5./9.	6./9.	8./9.	9./9.	10./9.	11./9.	12./9.
9^{00}	7		10 [2 Z]	8	7 [Z]		9 [Z]	9	10 [Z]	8
9^{30}	6 [E]	5	2			3				
10^{00}	6			7	8 [Z]	8 [2 Z]	9	6	6 [F]	8
10^{30}	6	4	4							
11^{00}				6	7	9	6	7 [Z]	4	8
11^{30}	4	4	4							
12^{00}				4	7	9 [Z]	7 [Z]	7	6	8
12^{30}		6	7 [Z]						8	
1^{00}	8			4 [Z]	5		7	6	6	7
1^{30}		6	3							
2^{00}	10			3			7	6	6	
2^{30}		8 [Z]	6							
3^{00}	10			4 [2 E]		4 [2 E]	7	6	6	8
3^{30}		9	7							
4^{00}	6 [Z]			5		6 [Z]	8	6	5	8
4^{30}		7	8							
5^{00}	8	7		7		7	8	8	6	7 [Z]
5^{30}			6							
6^{00}	7	7		7 [Z]		8 [2 Z]	7	7 [Z]	8	6
6^{30}		5	10 [Z]							
7^{00}				5		7	7 [Z]	5	7 [Z]	7
7^{30}		6	7 [Z]							
8^{00}				8			8 [2 Z]	6 [Z F]	8	
8^{30}		8								
9^{00}				5			5			
Zahl der Versuche	11	13	12	13	5	9	13	12	13	10
Gesamtzahl der sich beteiligenden Tiere	78	82	74	73	34	61	95	79	86	75
Prozentuale Beteiligung	71	63	62	56	68	68	73	66	66	75
Reaktionen der beteiligten Tiere E	1			2	2					
Reaktionen der beteiligten Tiere F								1	1	
Reaktionen der beteiligten Tiere Z	1	1	5	2	2	6	5	3	2	1
Reaktionen in % der beteiligten Tiere E	1,3			2,7		3,3				
Reaktionen in % der beteiligten Tiere Z	1,3	1,2	6,7	2,7	5,9	9,8	5,3	3,8	2,3	1,3

jeweiligen Versuchen Reaktionen zeigten, und zwar bedeutet: (E) Flucht ins Wasser bei Erscheinen des Experimentators, (F) Flucht ins Wasser bei Erklingen des Tones, (Z) Reaktion auf den Ton durch Zusammenzucken oder Umdrehen zum Wasserbassin. Der erwartete bedingte Reflex, daß die Tiere bei Erklingen des Tones ins Wasser sprangen, wurde also nicht ausgebildet. Denn die vier

belle 5.

13./9.	14./9.	15./9.	16./9.	17./9.	18./9.	19./9.	20./9.	22./9.	23./9.	24./9.	25./9.	26./9.
7		7	8	8	7	8	7	3	4	5 [E]	4 [E]	5
6 [F]	8	4	6	4	6 [Z]	5	3	0	2	3 [E]	6 [E]	4 [2 E]
5	7	5	6	4 [2 E]	7	5 [Z E]	4	0	0	2	4 [E]	4 [E]
6		5	5 [Z]	4	5 [2 E]	6	4	0	3 [Z E]	2	3	5 [Z]
6		6	6	4	5	4 [Z]	6 [Z]	1 [Z]	2 [2 E]	2	3	6
5		7	7	4	5	8 [Z]	5	3	2	1	5 [3 E]	4
		6	6 [Z]		7	3 [F]			3		6 [2 E]	3 [2 E]
7		5	7		5	5	5 [2 E]	3	3	1	6	3
5 [Z]		7 [Z]	6 [Z]		6			4	3	5 [E]	5	4 [2 E]
4 [Z]		6	5 [Z]		5 [Z]			2	3 [Z]	4	5	4 [E]
7		2	7		7					4 [E]		
		7	7									
10	2	12	12	6	11	8	7	9 (6)	10 (9)	10	10	10
58	15	67	76	28	65	44	34	16	25	29	47	42
58	75	56	63	47	59	55	49	18	25	29	47	42
				2	2	1	2		3	4	8	8
1						1						
2		1	4		2	3	1	1	2			1
				7,1	3,1	2,3	5,8		12	13,7	17	19
3,4		1,4	5,1		3,1	6,8	2,9	6,3	8			2,3

Fälle, in denen ein solches Aufsuchen des Wassers geschah, können nicht in diesem Sinne gewertet werden.

Wenn man von jenen Mängeln, die einem solchen Massenversuch notwendigerweise anhaften, einmal absieht, so kann man im übrigen aus der Tabelle und der graphischen Darstellung (Fig. 6) erkennen, daß diese Dressurversuche nicht ohne Ergebnis geblieben sind. Die

Zahl der Tiere, die nach jedem Versuch jeweils wieder die Plattform erklommen, nahm im Laufe der Dressur durchschnittlich immer mehr ab. Überhaupt kamen die Tiere gegen Ende des Dressurversuches meist viel später wieder aufs Trockene als zu Anfang. Und bevor sie sich dann aus dem Wasser wagten, pflegten sie immer erst eine Weile den Kopf aus demselben hervorzuheben, indem sie sich mit den Vorderextremitäten am Ufer festhielten. Hiermit steht im Zusammenhang, daß gegen Ende des Versuches die Fälle sich mehrten, in denen die Tiere allein schon auf das Erscheinen des Experimentators hin das Wasser aufsuchten. Es hatte sich also

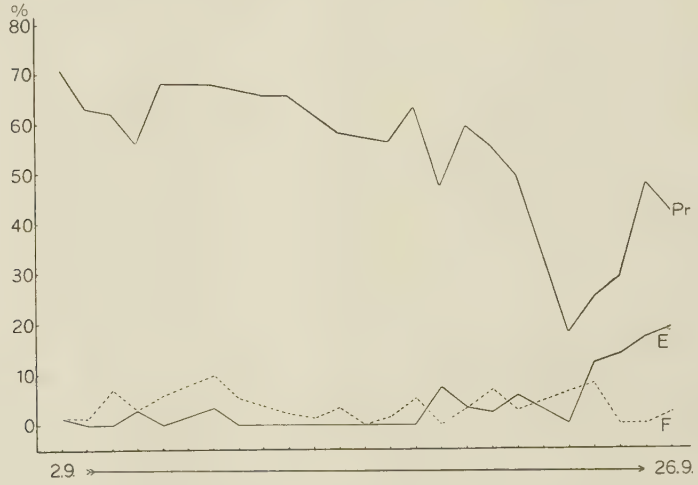

Fig. 6. Intakte Frösche. Die obere Kurve *Pr* stellt die prozentuale Beteiligung der Tiere an den Versuchen dar. *E* Flucht der Tiere bei Erscheinen des Experimentators, *F* Flucht bei Erklingen des Dressurtones sind in Prozenten der jeweils an den Versuchen beteiligten Tiere berechnet.

hier offenbar eine Assoziation gebildet, bei der das Herannahen des Versuchsleiters den bedingten Reiz ausmachte. Die an Land verbliebenen Tiere zeigten gelegentlich insofern eine Sensibilisierung durch den Ton, als sie bei Erklingen desselben am ganzen Körper zusammenzuckten oder sich umdrehten und den Kopf zum Wasser wandten. Doch nahmen diese Fälle im Verlauf des Versuchs nicht zu. Auch vermochten die Tiere sich bei Erklingen des Tones aus ihrer gewöhnlichen Sitzhaltung wie zum Sprung aufzurichten. Gegen Ende des Versuches konnte dann noch, wenn auch in ganz unregelmäßiger Folge, beobachtet werden, wie einige Tiere auf den Ton hin die eine oder andere Extremität von der Unterlage seitwärts

hochhoben, so daß es deutlich wurde: die Tiere hatten gelernt, daß bei Erklingen des Tones ein Strafreiz von der Unterlage her sie treffen würde. Diese Fälle sind in der Tabelle nicht aufgenommen.

Während also die an Land befindlichen Frösche durch den Ton nur sensibilisiert wurden, konnte häufig beobachtet werden, daß bei den im Wasser befindlichen Tieren durch den Ton Schwimmbewegungen hervorgerufen wurden.

Die Bedeutung des Großhirns tritt auch in diesem Falle hervor, wenn wir den normalen Frosch mit dem großhirnlosen vergleichen. Bei letzterem wurden alle oben angeführten Erscheinungen niemals beobachtet. Diese Tiere reagierten auf den Ton in keiner Weise; auch gelangten sie meist auf den elektrischen Reiz hin nicht sogleich ins Wasser, sondern machten erst in beliebigen Richtungen mehrere Sprünge, bis sie es zufällig erreichten.

D. Eigene anatomische Untersuchungen.

Nach diesen physiologischen Betrachtungen des Großhirns ist der anatomische Bau desselben von Interesse. Es soll daher im folgenden auf die anatomischen Verhältnisse im allgemeinen und auf die wichtigsten Nervenfaser- und Ganglienzellkomplexe im Zusammenhang eingegangen werden. Die Anatomie des Froschhirns ist schon oft untersucht worden, doch bisher nicht im Zusammenhang mit seinen Funktionen. Zu nennen sind hier die Arbeiten von Ramon (1896), Neumayer (1890), Kölliker (1858), Köppen (1888), Stieda (1904) und Edinger (1890); Ecker-Wiedersheim geht in seiner Anatomie des Frosches im wesentlichen auf diese Autoren zurück. Sie alle sind zu dem Resultat gekommen, daß die Ausbildung des Amphibiengehirnes als eine primitive zu bezeichnen ist.

1. Färbemethoden.

Meine Angaben beziehen sich auf Präparate, die nach der Bielschowsky'schen Silbermethode hergestellt wurden. Diese Färbung erschien mir für meine Untersuchungen am zweckmäßigsten, zumal ich keine bis ins einzelne gehende Darstellung der anatomischen Verhältnisse geben wollte. Die Imprägnierung habe ich hierbei am Stück, die Vergoldung am Schnitt vorgenommen. Nervenfasern färben sich nach dieser Methode schwarzviolett, Zellkerne violett, und die übrige Substanz färbt sich braun. Diese Imprägnierung am Stück erfolgte nicht an allen Stücken des Objekts gleichmäßig.

Um ein erschöpfendes Bild zu erhalten, muß man viele Schnittserien kombinieren. Eine Unterscheidung markhaltiger und markloser Fasern ist nach der Osmium-Hämatoxylin-Methode von Schulze leicht möglich. Die Markscheiden erscheinen auf den so behandelten, sehr dünnen Schnittpräparaten als helle Kreise um die dunkel gefärbten Fasern. Diese Präparate sind nicht haltbar, sie entfärben sich sehr schnell. Nach Bielschowsky färben sich marklose Fasern braun. Der Versuch, durch Injektion von Methylenblau in die Blutbahnen eine Vitalfärbung herbeizuführen, lieferte mir keine guten Resultate, wohl aus dem Grunde, weil nur sehr wenig Blutbahnen direkt ins Großhirn eindringen, die Diffusion des Farbstoffes aber nur sehr langsam vor sich geht und vom p_H der Farblösung und der Konzentration derselben weitgehend abhängig ist. Krause, der diese Methode anscheinend mit großem Erfolg benutzt hat, macht keine näheren Angaben darüber, unter welchen Bedingungen diese Vitalfärbung zu brauchbaren Ergebnissen führt.

2. Anatomischer Bau des Vorderhirns.

Bei dorsaler Betrachtung des Vorderhirns sind die beiden durch die Fissura sagittalis getrennten Hemisphären und die durch die Fovea limbica von ihnen abgesetzten Lobi olfactorii zu unterscheiden. Letztere setzen sich nach vorn in die Nervi olfactorii fort. Die Trennung der Hemisphären ist nur im hinteren Teil eine vollständige. Seitlich wird jede Hemisphäre durch den horizontal verlaufenden Sulcus limitans lateralis in Pallium und Subpallium geschieden. An das Subpallium schließt sich nach hinten die Prominentia fascicularis an, die ihrerseits in die seitlichen Teile des Zwischenhirns übergeht. Ventral stößt an das Subpallium die Lamina terminalis an, die sich im Innern dorsalwärts erhebt und eine Grenze zwischen Vorder- und Zwischenhirn bildet. Der Ventrikel jederseits setzt sich nach vorn in den Lobus olfactorius und nach hinten in den Polus occipitalis und in das Subpallium hinein fort. Die Ventrikel der beiden Hirnteile kommunizieren miteinander durch das Foramen interventriculare.

Die histologische Betrachtungsweise läßt insofern einen primitiven Aufbau des Vorderhirns erkennen, als im allgemeinen eine von Ganglienzellen reiche Innenschicht von einer zellarmen molekularen Außenschicht getrennt ist. Diese Sonderung ist allerdings in den medialen und ventralen Wänden nicht durchgeführt. Es treten hier

die Ganglienzellen bis an die äußere Peripherie heran. Auch lassen sich in diesen Gebieten abgegrenzte Zellkomplexe erkennen, die in phylogenetischer Hinsicht vielleicht auf die Ganglien höherer Wirbeltiere hindeuten (Fig. 10). Diese ventralen Gebiete sind beim Frosch die funktionell wichtigsten, wie meine Abtragungsversuche gezeigt haben, wenn auch die Bedeutung der Ganglien im einzelnen nicht bekannt ist.

Wie oben dargelegt wurde, ließ sich nur soviel feststellen, daß das Großhirndach für die Spontaneität ohne Bedeutung ist. Hingegen leidet dieselbe um so mehr, ein je größerer Teil des Subpalliums abgetragen wird, und speziell an das hintere Drittel des letzteren ist die Fähigkeit zur aktiven Nahrungsaufnahme geknüpft.

Die molekulare Schicht besteht aus den Fortsätzen und Verzweigungen der im Innern liegenden Zellen und aus den die einzelnen Hirnteile verbindenden Nervenbündeln. Die angegebenen Merkmale sind im Vergleich mit den höheren Wirbeltieren als primitiv zu bezeichnen.

Im folgenden will ich die wichtigsten Elemente des Vorderhirns kurz beschreiben. Dabei gebe ich nur soweit Abbildungen, als in ihnen etwas Neues zur Darstellung gelangt. Im übrigen weise ich auf Ecker-Wiedersheim und Krause hin.

Die Ventrikel sind ausgekleidet von dicht aneinanderschließenden Epithelzellen, deren dem Ventrikel zugekehrtes Ende eine Cilie trägt. Ein langer Fortsatz dieser Zellen verläuft nach außen an die Hirnoberfläche, um sich hier zu verzweigen. Diese Fortsätze machen einen Hauptbestandteil der molekularen Schicht aus, deren Faserstruktur man erst bei sehr starker Vergrößerung erkennen kann. An diese Epithelzellen schließen sich die Ganglienzellen an, die in den einzelnen Gebieten des Vorderhirns in mehr oder minder großer Anzahl vorhanden sind. Sie sind in ganz charakteristischer Weise verteilt und nehmen nach außen zu an Dichte ab. Nach Ramon gibt es verschiedene Typen von Ganglienzellen, deren funktionelle Bedeutung im einzelnen aber nicht bekannt ist. Die Verteilung der Ganglienzellen ist, wie ich beim Durchsehen von Schnittserien der Gehirne von etwa 20 Tieren beobachtet habe, bei verschiedenen Tieren ganz verschieden. Bei dem einen liegen sie dichtgedrängt um den Ventrikel herum, bei dem anderen treten sie bis nahe an die Oberfläche heran.

Die Nervenfasern des Großhirns sind in bezug auf Anfang und Ende noch nicht genau bekannt, weil es bei der Feinheit der einzelnen

Fibrillen sehr schwer ist, sie bis zu ihrem Ende zu verfolgen. Der Olfactorius besteht aus den marklosen Fortsätzen der Riechzellen, die an der Ventralseite der Lobi eine dünne Faserschicht bilden. Aus dieser begeben sie sich in die dorsal gelegenen Glomeruli, welche sich als kugelige, aus Fasergeflecht bestehende Gebilde darstellen. Hier treten sie in Beziehung zu den großen Zellen des sog. Stratum magnocellulare, die ihrerseits wiederum durch das Stratum

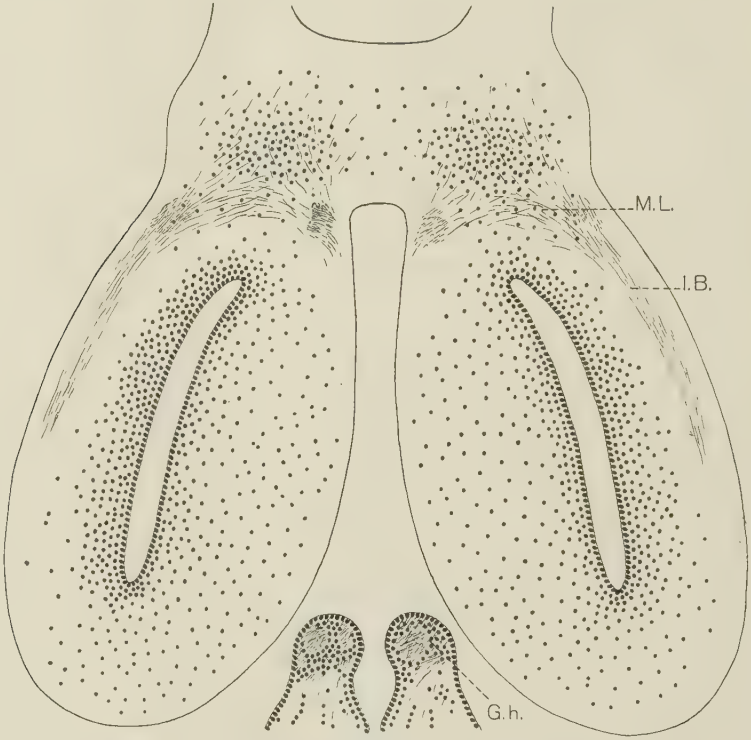

Fig. 7. Horizontaler Längsschnitt durch das Vorderhirn, halb schematisch. *l.B* laterales Bündel. *G.h* Ganglion habenulare des Zwischenhirns. *M.L* vorderes Marklager. 1:22,5.

moleculare hindurch mit den Zellen des Stratum granulosum in Verbindung stehen. Letztere bilden an der dorsalen Hemisphärenwand in der Tiefe der Fovea limbica ein in lateraler Richtung verlaufendes Marklager. Diese Fasern sollen nach Krause den Anfang des basalen Vorderhirnbündels bilden. Doch habe ich ihren von diesem getrennten Verlauf bis in das Ganglion habenulare des Zwischenhirns verfolgen können. Dicht hinter der Fovea limbica

wenden sich diese Fasern kaudalwärts und teilen sich in vier Bündel, von denen je zwei in den medialen und lateralen Wänden hinziehen. Aus den großen Zellen des Stratum magnocellulare gehen marklose Fasern zu einem zunächst oberhalb des Ganglion basale verlaufenden Bündel, das sich weiter hinten mit diesem vereinigt. Und diese Fasern sind es meiner Ansicht nach, die Krause für den Ursprung des basalen Vorderhirnbündels hält. Dieser vereinigte Faserkomplex

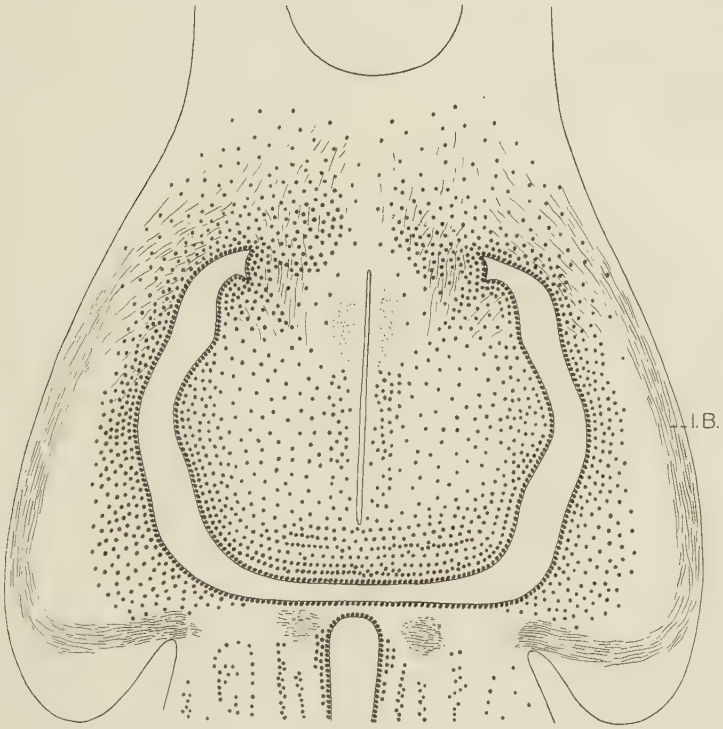

Fig. 8. Horizontaler Längsschnitt durch das Vorderhirn. Verlauf des lateralen Bündels *l. B.* Halb schematisch. 1:22,5.

streicht an der Außenseite des Polus occipitalis entlang dem Ganglion habenulare des Zwischenhirns zu, wo höchstwahrscheinlich eine Kreuzung der beiderseitigen Bündel stattfindet. Nach Ecker-Wiedersheim endet dieses Bündel am hinteren Polus occipitalis, doch habe ich es bis zum Ganglion habenulare verfolgen können. Fig. 7 zeigt, wie das seitliche Bündel (*l. B*) aus dem in der Tiefe der Fovea limbica gelegenen Marklager (*M. L*) hervorgeht. Von dem letzteren selbst sind nur die ventral gelegenen Fasern getroffen.

Das Ganglion habenulare (*G. h*) des Zwischenhirns ist in dieser Figur im oberen Teil angeschnitten. Fig. 8 läßt den Verlauf dieser lateralen Fasern (*l. B*) in dem lateralen Teil des Palliums bis zum Übergang ins Zwischenhirn erkennen. Im letzteren ziehen die Fasern in ventraler Richtung, um sich nachher wieder dorsalwärts zum Ganglion zu wenden. Aus dem in Fig. 9 dargestellten Querschnitt durch den hinteren Teil des Vorderhirns ersieht man, wie die Fasern dieses Bündels (*l. B*) an dem ventralen Umfang des Polus occipitalis entlang dem Zwischenhirn zustreben. Ein Teil dieser Fasern ist eingezeichnet. Dieser Faserzug, der seinen Ursprung teils im Lobus

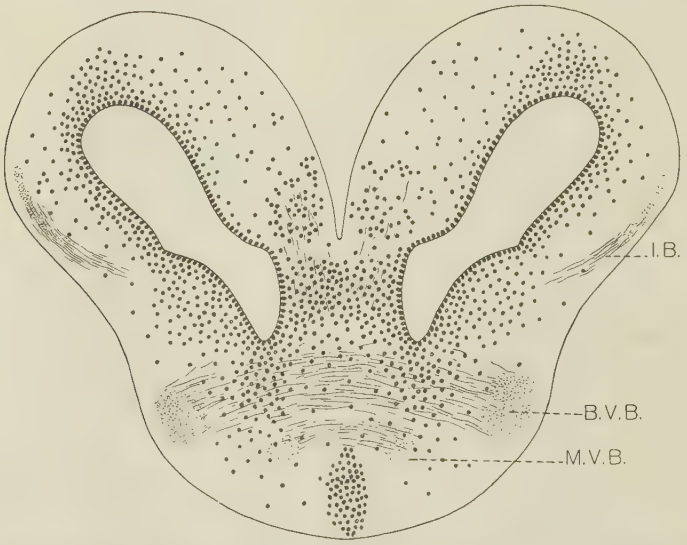

Fig. 9. Querschnitt durch den hinteren Teil des Vorderhirns *l. B.* seitliches Faserbündel. *B. V. B* Basales Vorderhirnbündel. *M. V. B* mediales Vorderhirnbündel. Halb schematisch. 1 : 22,5.

olfactorius, teils aber auch in den übrigen dorsalen und lateralen Teilen des Großhirns nimmt, stellt eine erste Verbindung dieses Hirnabschnitts mit dem tiefergelegenen dar. Welche Bedeutung er für die Geruchsfunktion hat, kann nicht sicher angegeben werden. Das histologische Bild aber läßt es außer Zweifel, daß hier ein Zusammenhang mit dieser Funktion bestehen muß.

Das kräftigste, größtenteils markhaltige Bündel ist das basale Vorderhirnbündel (Fig. 9), das seinen Anfang im Ganglion basale des Vorderhirns (Fig. 10) nimmt und den größten Teil seiner Fasern aus dem ventralen und angularen Gebiet des Subpalliums erhält

Aus Fig. 10 ist ersichtlich, daß dieses Bündel aus dem Ganglion basale (*G. b*) unabhängig von dem oben erwähnten Bündel (*l. B*) entsteht. In der Figur ist der vordere Teil dieses Ganglions angeschnitten. Der ventrale Teil des Subpalliums wird durchzogen von zahlreichen feinen markhaltigen Fasern, die teils zum medialen, teils zum basalen Vorderhirnbündel ziehen (Fig. 10). Die marklosen Fasern des der rechten und der linken Körperseite angehörenden Bündels kreuzen sich in der Lamina terminalis (Fig. 9), während die markhaltigen ungekreuzt zum Zwischenhirn ziehen.

Als mediales Vorderhirnbündel (Fig. 9) werden alle diejenigen Nervenfasern zusammengefaßt, die in der medialen Hemisphären-

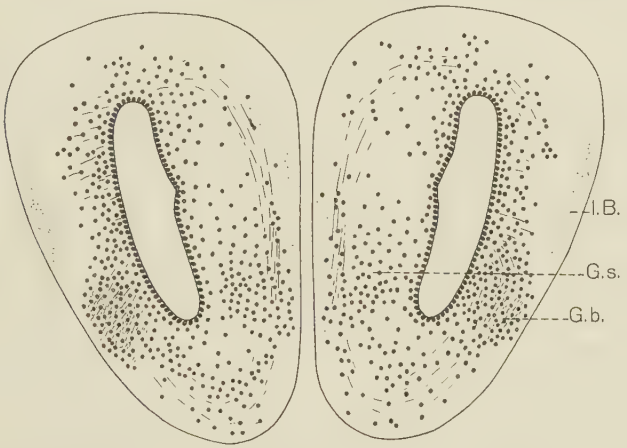

Fig. 10. Querschnitt durch den vorderen Teil des Vorderhirns. *G. s.* Ganglion septi. *l. B* laterales Bündel. *G. b* Ganglion basale. Letzteres ist in seinem Anfang getroffen. Halb schematisch. 1:22,5.

wand verlaufen. Diese stammen zum großen Teil aus den dorsalen und ventralen Hemisphärenwänden. Nach Ramon gelangen auch Fasern aus dem Stratum magnocellulare hinein. Die medial gelegenen Teile dieses Bündels kreuzen sich ebenfalls in der Lamina terminalis. Oberhalb dieser beiden liegt noch eine dritte marklose Kommissur, die die dorsalen und medialen Gebiete der beiden Hemisphären miteinander verbindet.

Die hier angeführten Nervenbündel sind die wichtigsten Verbindungen einerseits zwischen den einzelnen Gebieten des Vorderhirns und andererseits zwischen dem Vorderhirn und den nachfolgenden Hirnteilen.

Daß das Vorkommen von Nervenfasern ohne Markscheide als ein primitives Merkmal anzusehen ist, dürfen wir aus vergleichend-anatomischen Betrachtungen schließen. Die relative Anzahl der marklosen Nervenfasern im zentralen Nervensystem nimmt in aufsteigender Wirbeltierreihe immer mehr ab. Ebenso können wir, wenn wir die einzelnen Hirnteile des Frosches miteinander vergleichen, feststellen, daß die markhaltigen Fasern um so mehr an Zahl abnehmen, je weiter wir im Gehirn von hinten zum Großhirn fortschreiten. Diese Eigenschaft scheint mir zur Beurteilung der funktionellen Bedeutung des Großhirns insofern von Wichtigkeit zu sein, als nach vergleichend-anatomischen Betrachtungen das Vorkommen markhaltiger Fasern im Gehirn als ein höherstehendes Merkmal zu betrachten ist.

Wenn als Ganglien solche Bezirke bezeichnet werden, die durch Anordnung der Elemente als mehr oder weniger zusammengehörende Gebilde erscheinen und somit offenbar besonderen Funktionen dienen, so sind im Vorderhirn des Frosches zwei solcher Ganglien vorhanden, die beide im Subpallium gelegen sind: das Ganglion basale und das Ganglion septi (Fig. 10). Ersteres liegt in der lateralen, letzteres in der medialen Hemisphärenwand. Auch hier gilt, daß in der Anordnung der Zellelemente individuell große Verschiedenheit herrscht. Welche Funktion diese Ganglien haben, konnte bisher nicht festgestellt werden. Es muß vor allem die Frage unentschieden bleiben, ob sie mit der Spontaneität des Frosches irgendwie in Zusammenhang stehen. Was den optischen Nystagmus anbetrifft, so haben die Untersuchungen ergeben, daß er in einem Teil des Großhirns lokalisiert ist, der noch sehr geringe Differenzierungen aufweist. Fig. 9 stellt einen Querschnitt durch diese Region dar. Es verläuft in diesem Gebiet das laterale Faserbündel. Im übrigen kann auch hier von Entwicklung einer Hirnrinde keine Rede sein. Es muß also angenommen werden, daß eine Lokalisation bestimmter Funktionen in ganz bestimmten, eng begrenzten Hirnteilen, wie wir sie von höheren Wirbeltieren kennen, bei dem Frosch noch in den Anfängen der Entwicklung steht. Die Funktionen scheinen hier noch nicht an bestimmte Ganglien, sondern an einzelne mehr oder weniger zerstreut liegende Ganglienzellen gebunden.

Wenn wir zusammenfassend noch einmal das Großhirn des Frosches mit dem der übrigen Wirbeltiere vergleichen, so können wir auf Grund verschiedener Merkmale ersteres als weniger hoch entwickelt ansehen. Das Großhirn als Ganzes zeigt beim Frosch

einen ziemlich einheitlichen Bau, in dem die Zellelemente im wesentlichen um den Ventrikel herumliegen. Die ventralen Wände bilden hiervon eine Ausnahme, und es zeigt sich nach Abtragung der Großhirndecke, daß der letztere Teil funktionell weniger von Bedeutung ist als der ventrale. Die wenigen Nervenfasern, die im Großhirn vorhanden sind, liegen, umgekehrt wie bei den höheren Wirbeltieren, außen.

E. Zusammenfassung.

1. Totale Großhirnexstirpation führt bei *Rana temporaria* den dauernden Verlust der spontanen Beweglichkeit herbei.

2. Schneidet man beiderseits nur das Hemisphärendach heraus, so erfährt die Spontaneität keine Beeinträchtigung. Die letztere ist an die Vorderhirnbasis gebunden. Im übrigen aber leidet bei partieller Großhirnexstirpation die Spontaneität um so mehr, je größer der herausoperierte Bezirk ist.

3. Ein beiderseits großhirnloser Frosch zeichnet sich durch vollständige Apathie aus, was meiner Ansicht nach nicht zum geringsten dadurch hervorgerufen wird, daß ihm die Aufmerksamkeit den Dingen der Außenwelt gegenüber verloren gegangen ist. In der Konzentration der Aufmerksamkeit auf Reize der Umwelt sehe ich also beim Frosch nicht ein reflektorisches Geschehen, sondern eine höhere intrazentrale Leistung.

4. Taktile Reize beantwortet der großhirnlose Frosch an Land mit einigen wenigen Sprüngen, im Wasser entsprechend mit Schwimmbewegungen.

5. Einseitige Großhirnexstirpation ruft in der Lokomotion keine Asymmetrie hervor.

6. Hindernisse oder bewegte Gegenstände und Körper werden vom großhirnlosen Frosch nur dann noch erkannt, wenn er sich selbst in Bewegung befindet.

7. Beim einseitig großhirnlosen Frosch läßt sich eine Flucht leichter auslösen, wenn der betreffende Gegenstand sich nicht von der der intakten Großhirnhälfte angehörenden, sondern von der gegenüberliegenden Körperseite nähert.

8. Für die Erkennung der Beute durch den intakten Frosch sind gleichzeitig Bewegung und Aussehen derselben entscheidend.

9. Als Zentrum für die aktive Nahrungsaufnahme dient das hintere Drittel des Subpalliums. Ein Ergreifen der Beute tritt

auch noch ein, wenn die genannte Hirnpartie nur einseitig erhalten ist. Tiere, denen dieser Hirnteil beiderseits fehlt, müssen zwangsweise gefüttert werden. In den Rachen gesteckte Nahrung wird von ihnen reflektorisch verschluckt. Der Geschmackssinn ist auch beim beiderseits großhirnlosen Frosch noch erhalten.

10. Durch Entfernung des Großhirns erhöht sich die Erregbarkeit des Schwimm- und des Quakreflexes.

11. Auch auf die Frequenz der Kehlbodenoszillationen übt das Großhirn einen hemmenden Einfluß aus. Der Umfang der einzelnen Oszillationen aber unterliegt weitgehend der an das Großhirn gebundenen Spontaneität.

12. Durch eine künstliche Temperaturerhöhung wurde im Oktober bei den von mir gehaltenen großhirnlosen Froschmännchen der Umklammerungsreflex so intensiv erregt, daß sie die ebenfalls großhirnlosen Weibchen selbst dann noch festhielten, als diese infolge der Umklammerung längst ertrunken waren. Da zu der genannten Jahreszeit bei den Weibchen eine Veränderung der Körperform durch heranreifende Keimprodukte nicht vorlag, müssen hier für die Erkennung der Weibchen durch die Männchen andere Merkmale in Frage gekommen sein.

13. Das Auftreten des optischen Drehnystagmus ist beim intakten Frosch an eine gewisse Aufmerksamkeit gebunden.

14. Der nach der einen Körperseite gerichtete horizontale Nystagmus ist abhängig von Auge und Großhirnhälfte der Gegenseite.

15. Beiderseitige Entfernung der Linse bringt bei einem im übrigen intakt gelassenen Frosch den Nystagmus zum Verschwinden. Wird nur eine Linse exstirpiert, so bleibt dagegen der Nystagmus beiderseits erhalten. Es genügt hier also, daß mit dem einen Auge ein normales Umgebungsbild, mit dem anderen jedoch nur undeutlich Hell und Dunkel wahrgenommen wird.

16. Der vertikale Nystagmus erfährt nach einseitiger Großhirnexstirpation keine Veränderung.

17. Sein Zentrum besitzt der Nystagmus im lateralen Teil des hintersten Großhirnviertels.

18. Für den Yerkes'schen Labyrinthversuch kommt der großhirnlose Frosch auf Grund seines Mangels an spontaner Beweglichkeit nicht in Frage.

19. Der intakte Frosch lernt, einen optischen Reiz mit einem taktilen Strafreiz zu assoziieren. Er springt nach gelungener Dressur zwar nicht davon, zuckt aber zusammen.

20. Dasselbe gilt für Tiere, denen die eine Hemisphäre allein oder gleichzeitig mit dem Auge derselben Körperseite genommen ist.

21. Exstirpation der beiden vorderen Hälften des Großhirns oder der einen Hemisphäre und des gekreuzten Auges läßt diese Lernfähigkeit erlöschen.

22. Auch zwischen akustischen Reizen und Strafreizen können sich bei intakten Tieren Assoziationen bilden, die allerdings auch hier wieder nicht zur Flucht der Individuen, sondern nur zu ihrer Sensibilisierung führen. Bei großhirnlosen Fröschen fehlt auch diese Dressurfähigkeit durchaus.

23. Eine genaue Zuordnung der festgestellten Großhirnfunktionen zu bestimmten Ganglienzellbezirken ließ sich angesichts der geringen Differenzierung des Froschhirns nicht durchführen.

Literaturverzeichnis.

Die mit * versehenen Schriften sind mir nur aus Referaten bekannt.

Babák, E., 1909, Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen, in: Pflüger's Arch. ges. Physiol., Vol. 130.

—, 1913, Über den Farbensinn des Frosches, vermittels Atemreaktionen untersucht, in: Ztschr. Sinnesphysiol., Vol. 47.

Crofts, E. and Laurens, H., 1924, The alleged influence of light upon respiration in the frog, in: Americ. Journ. Physiol., Vol. 70.

Desmoulins, A., 1825, Anatomie des systèmes nerveux, Paris.

Ecker-Wiedersheim, 1904, Anatomie des Frosches, Braunschweig.

Eckhard, C., 1883, Geschichte der Experimentalphysiologie des Froschhirns, in: Beitr. Anat. u. Physiol., Vol. 10.

Edinger, L., 1890, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Vorderhirn, in: Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges., Vol. 15, Frankfurt.

Flourens, 1842, Recherches experimentales sur les propriétés et les functions du système nerveux dans les animaux vertèbrés, Paris.

Goltz, Fr., 1879, Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin.

—, 1881, Über die Verrichtungen des Großhirns, in: Gesammelte Abhandl., Bonn.

Karplus und Kreidl, 1911, Totalexstirpation einer Großhirnhemisphäre bei Affen, Ztrbl. Physiol., Vol. 25, p. 369.

— —, 1914, Über Totalexstirpation einer und beider Großhirnhemisphären an Affen, in: Arch. Anat. u. Physiol., p. 55.

Kölliker, A., 1858, Vorläufige Mitteilungen über den Bau des Rückenmarks bei den niederen Wirbeltieren. Ztschr. wiss. Zool., Vol. 9.

Köppen, M., 1881, Zur Anatomie des Froschgehirns, in: Arch. Anat. u. Physiol.

Kramsztük, 1873, Symptomatologie der Verstümmelung des Großhirns beim Frosch, in: Jahresber. Physiol., p. 465.

Krause, R., 1921, Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Berlin.

Neumayer, L., 1890, Die Großhirnrinde der niederen Vertebraten, in: SB. Ges. Morphol. u. Physiol. in München, Heft 1.

Parschin, A. M., 1929, Bedingte Reflexe bei Schildkröten, in: Pflüger's Arch. ges. Physiol., Vol. 222.

Ramon, P., 1896, l'Encéphale des amphibiens, in: Biographie Anatomique, Vol. 4.

Schrader, M. E. G., 1887, Zur Physiologie des Froschgehirnes, in: Pflüger's Arch. ges. Physiol., Vol. 51.

—, 1891, Über die Stellung des Großhirns im Reflexmechanismus des Zentralnervensystems der Wirbeltiere, in: Arch. exper. Pathol. u. Pharmakol., Vol. 29, p. 55.

Steiner, J., 1888, Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese, I u. II.

Stieda, L., 1904, Über den Bau des zentralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 25.

v. Uexküll, E., Umwelt und Innenwelt der Tiere, 2. Aufl., Berlin.

Yerkes, R. M., 1903, The instincts, habits and reactions of the frog, in: Psychol. Rev., Monogr. Suppl., Vol. 4.

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany.

Lebenslauf.

Am 6. Oktober 1907 wurde ich zu Herbede-Ruhr geboren. Ich bin evangelischer Konfession und preußischer Staatsangehörigkeit. Vom 7. bis zum 10. Lebensjahr besuchte ich die evangel. Volksschule zu Herbede, anschließend bis zum 19. Lebensjahr das Realgymnasium zu Hattingen-Ruhr. Ostern 1926 bestand ich das Abiturientenexamen und widmete mich dem Studium der Naturwissenschaften und der Mathematik. Die ersten zwei Semester meines Studiums verbrachte ich an der Wilhelms-Universität in Münster und die folgenden in Marburg, woselbst ich im Sommer 1927 vorliegende Arbeit begann. Das Rigorosum bestand ich am 4. März 1931.

Meine akademischen Lehrer waren in Münster: Benecke, König, v. Lilienthal und Schmidt, und in Marburg: Alverdes, Claussen, Grüneisen, Hensel, Jaensch, Krafft, Nordhausen, Schulze und Tomaschek. Allen diesen Herren spreche ich auf diese Weise meinen ehrerbietigsten Dank aus.

Fritz Blankenagel.